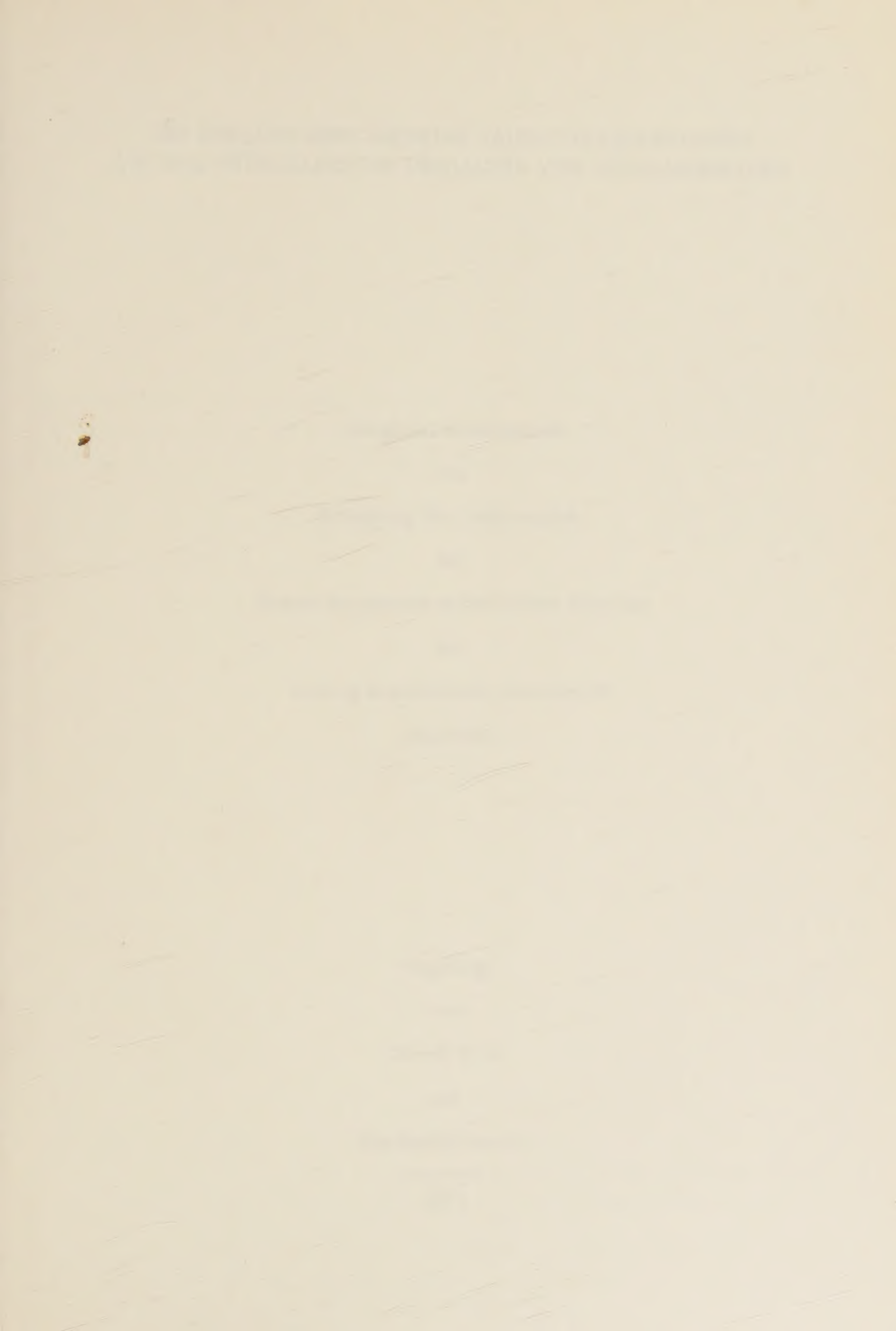


**Der Einfluß verschiedener Sauerstoffspannungen
auf das physiologische Verhalten
von Süßwasseralgen**

Ulrich Wolf

1961





Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555618_0019

DER EINFLUSS VERSCHIEDENER SAUERSTOFFSPANNUNGEN
AUF DAS PHYSIOLOGISCHE VERHALTEN VON SÜSSWASSERALGEN

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig Maximilians-Universität

München

vorgelegt

von

Ulrich Wolf

aus

Gladbeck/Westf.

1961



1. Berichterstatter: Prof.Dr. F. Gessner
2. Berichterstatter: Prof.Dr. L. Brauner

Tag der mündlichen Prüfung: 22. 2. 1961

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Fritz Gessner, danke ich herzlich für die Anregung zu dieser Arbeit, für das ständige Interesse, das er an ihrem Fortgang nahm und für viele wertvolle Hinweise und Gespräche.

Auch Herrn Professor Dr. L. Brauner sei an dieser Stelle gedankt, dass er mir ermöglichte, die Arbeit mit den Mitteln des Botanischen Instituts der Universität München auszuführen.

Inhalt

=====

Seite

Einleitung	1
Methoden	3
Ergebnisse	9
I. Der Einfluß verschiedener Sauerstoffspannungen auf die Teilungsraten einzelliger Grünalgen	9
a) Versuche mit Wechsellicht	9
b) Versuche mit Dauerlicht	10
II. Der Einfluß verschiedener Sauerstoffspannungen auf die Trockensubstanz- und Chlorophyllproduktion bei Hydrodictyon	11
a) Versuche mit 12-stündigem Licht-Dunkel-Wechsel	11
b) Versuche im Dauerdunkel	12
III. Das Längenwachstum von Hydrodictyon unter verschiedenen Sauerstoffspannungen	13
a) Netzwachstum	13
b) Zellwachstum	14
IV. Die Phosphataufnahme von Hydrodictyon in Lösungen verschiedener Phosphatkonzentrationen.	14
V. Die Phosphataufnahme von Hydrodictyon unter verschiedenen Sauerstoffspannungen	16
a) Versuche im Licht	16
b) Versuche im Dunkel	17
Diskussion	18
Zusammenfassung	29
Literaturverzeichnis	31

Einleitung

=====

Diese Arbeit ist im Anschluß an die von GESSNER u. PANNIER (1958) behandelte Frage nach dem Einfluß verschiedener Sauerstoff-Spannungen auf den Sauerstoffverbrauch von Wasserpflanzen entstanden. Eine Anzahl früherer Arbeiten beschäftigte sich zwar schon mit diesem Problem (s. STILES (1960) und Lit. bei GESSNER u. PANNIER), jedoch mit unterschiedlichen Ergebnissen. Seltsamerweise behauptet WHITTINGHAM (1960) im Handbuch der Pflanzenphysiologie Bd. XII/2, S. 450, nähere Untersuchungen über die Abhängigkeit der Atmung der Algen vom O_2 -Partialdruck schienen nicht gemacht worden zu sein. GESSNER u. PANNIER konnten demgegenüber den Verlauf der Atmung als Funktion des Sauerstoffpartialdruckes von nahezu sauerstofffreien bis zu maximal sauerstoffübersättigten Medien aufzeigen.

Es war zu vermuten, daß sich das außerordentlich feine Ansprechen der Atmungsgröße auf das Sauerstoffangebot auch auf andere physiologische Größen auswirken würde. Schon PANNIER (1957/8) zeigte in orientierenden Versuchen, daß Wachstum und Zellteilung sowie die Chlorophyllproduktion von Algen durch die Sauerstoffzufuhr beeinflußt werden. Er griff jedoch nur drei Sauerstoffdrucke heraus, extreme Über- und Untersättigung sowie Sättigung der Kulturlösung mit Luft.

CHRISTOPHERSEN (1960) gibt an, daß auch bei fakultativen Anaerobiern (Hefen) die Atmung und Zellausbeute von der O_2 -Spannung abhängen.

In der vorliegenden Arbeit wird die Abhängigkeit der Zellteilung, des Streckungswachstums sowie der Chlorophyll- und Trockensubstanzproduktion von der Sauerstoffkonzentration des Mediums über den ganzen Bereich zwischen den Extremwerten untersucht.

Am Beispiel des Phosphats wird die Frage der Ionenaufnahme in Abhängigkeit vom Sauerstoffpartialdruck aufgegriffen.

Es liegt eine Anzahl von Arbeiten vor, die das Problem der Phosphataufnahme bei verschiedenen Phosphatkonzentrationen des Mediums behandeln (z.B. GESSNER (1933), KETCHUM (1939), RODHE (1948), ALBERDA (1949), OLSEN (1950/3), GOLDBERG u. WALKER etc. (1952), GESSNER u. KAUHAL (1952), HELDER (1952)). Die Ergebnisse dieser Autoren weichen teilweise voneinander ab. Deshalb galten auch diesem Problem einige der vorliegenden Versuche.

Über ^{die} Beziehungen zwischen Phosphataufnahme und Sauerstoffangebot liegt hingegen wenig vor: EINSELE (1941) nimmt einen Zusammenhang zwischen den beiden Größen an. Untersuchungen von LUNDEGÄRDH (zusammenfassend 1954 und 1960), STEWARD (zusf. 1953) und ROBERTSON (zusf. 1958) betreffen den Mechanismus der Ionenaufnahme, und es werden quantitative Beziehungen zwischen dieser und der Atmung aufgezeigt. Als Versuchsobjekte dienten zumeist Wurzeln und Gewebe, die in Lösungen verschiedener Ionenkonzentration gebracht wurden. STEWARD (1932), LUNDEGÄRDH u. BURSTRÖM (1935) sowie HOAGLAND (zusf. 1948) wendeten auch verschiedene Sauerstoffkonzentrationen an, jedoch nur im Bereich niedriger Partialdrucke. SYRETT (1960) verweist auf eine unter speziellen Bedingungen bestehende Abhängigkeit der Atmung von der Phosphatversorgung (bei präparierten Samen und P-Mangelpflanzen), sonst finden sich unter diesen Arbeiten kaum Angaben über das ^{Phosphat}, und es lag nahe, an Hand einer gut funktionierenden Methode der Sauerstoffdosierung den Verlauf der Phosphataufnahme unter allen möglichen Partialdrucken, also auch bei höheren Sauerstoffspannungen zu untersuchen.

Da auch der Beleuchtungsfaktor in diesem Zusammenhang eine Rolle zu spielen schien (s. GERSNER (1933), KETCHUM (1939), ALBERDA (1948), PIRSON u. Mitarb. (1951/2), HELDER (1952)), wurden entsprechende Versuche in Licht und Dunkel ausgerührt.

Im Anschluß an die Versuche über die Phosphataufnahme wird die Frage berührt, ob es sich dabei um einen aktiven oder diffusionsmässigen Vorgang handelt.

M e t h o d e n

=====

Das untersuchte M a t e r i a l wurde aus der Algen-sammlung des Instituts in Kultur genommen und zur A n - z u c h t in einem Nordgewächshaus unter normalen Tagesbedingungen bei ca. 17-22°C gehalten. Als Behälter für die Einzeller dienten 100 ml-Erlenmeyerkolben, für Hydrodictyon die hierfür wegen ihrer grossen Bodenfläche besonders geeigneten Fernbachkolben à 1800 ml. Es wurden durchweg flüssige Nährmedien verwendet, deren Zusammensetzung für die untersuchten Arten: Chlorella pyrenoidosa, Ankistrodesmus spez., Mesotaenium Benderi und Cosmarium margaritifolium der Vorschrift von GERDES (1951) in veränderter Form folgte.

1 Liter Lösung enthielt :

900 ml Aqua dest.

100 ml Erdabkochung (Verhältnis Aqua dest. zu Laub-
erde volumemässig 1 1/2 zu 1; ca. 1 1/2 St.
gekocht)

4 ml KNO_3 aus einer Stammlösung von 5g/100 ml H_2O
0,4 ml KH_2PO_4 " " "
0,4 ml $\text{Mg SO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ " "

30 Tropfen einer Lösung von Spurenelementen (s.d.).

Für *Pediastrum biradiatum* und *Hydrodictyon reticulatum* wurde die Anweisung von NEEB (1952) in der Form verwendet, daß 1 Liter Nährlösung 200 ml Erdabkochung (wie oben), 50 ml "Uspenski"-Stammlösung und 750 ml Aqua dest. enthält.

Zusammensetzung der "USPENSKI"-Lösung:

Auf 200 ml Aqua dest. kommen :

1 ml KNO_3	aus einer Stammlösung von 5g/100 ml H_2O	
1 ml $\text{Mg SO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	"	"
1 ml $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	"	20 "
4 ml KH_2PO_4 (Puffer)	"	5 "
1 ml K_2CO_3	"	6,9 "
1 ml Fe III-Ammoncitrat	"	0,6 "

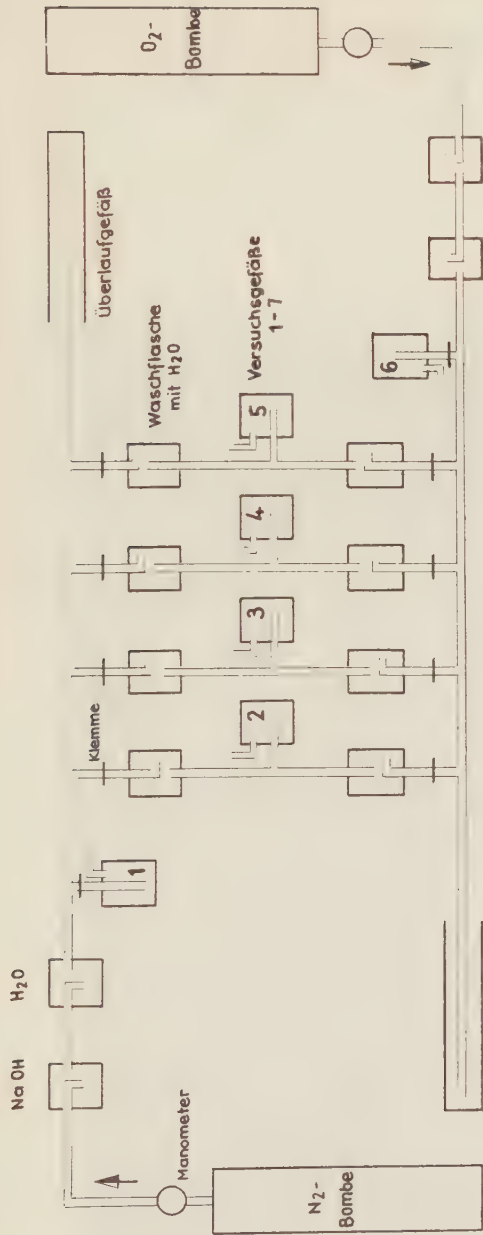
Die Lösung von Spurenelementen enthielt folgende Bestandteile :

EDTA-Titriplex von MERCK	0,02	%
$\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,0007	%
ZnSO_4	0,001	%
MnSO_4	0,0002	%
CuSO_4	0,0000005	%,

berechnet für 100 ml Aqua bidest. (Angaben aus dem pflanzenphysiologischen Institut Göttingen).

Diese Nährlösungen wurden auch für die Versuchskulturen benutzt.

V e r s u c h s b e d i n g u n g e n : Zunächst wurde eine Anzahl von Versuchen in verschlossenen 100 ml-Schliffflaschen angesetzt, die Lösungen mit verschiedenen hoch eingestellten Sauerstoffspannungen enthielten. Diese Konzentrationsstufen erhält man durch entsprechend langes Durchleiten von O_2 bzw. N_2 durch die luftgesättigte Lösung (mit einem Gehalt von durchschnittlich 10,73 mg O_2 /l). Die Sauerstoffwerte sinken jedoch in diesen Flaschen rasch ab (s. GESSNER u. PANNIER (1958)), noch ehe die Algen messbare Veränderungen zeigen.



Apparatur zur Gewinnung verschiedener O_2 -Partialdrucke

Abb. 1 Das aus den Bomben entströmende und gewaschene Gas versorgt die Gefäße 1-6 mit reinem N_2 bzw. O_2 . Die den Gefäßen 2-5 beidseitig vorgeschalteten Waschflaschen dienen dem Zählen der Blasen, so daß mittels der angegebenen Klemmen das für die Versuchesgefäße bestimmte Mischungsverhältnis N_2/O_2 reguliert werden kann. Schwankungen in der Gaszufuhr werden durch die Überlaufgefäße ausgeglichen. Durch das Gefäß 7 wird gewaschene Luft gesaugt



Kontrollversuch mit Luftdurchspülung



Abb. 2 O₂-Verteilungsapparatur
Detail mit Anschluss
an O₂-Bombe



Abb. 3

O_2 -Verteilungsapparat
7 Versuchsgefäße
8 Waschflaschen zum
Zählen der Blasen,
2 Überlaufgefäße

Die Konstanthaltung einer Anzahl abgestufter Sauerstoffspannungen gelang jedoch mit der auf Abb. 1 gezeigten Apparatur. (S. hierzu auch die Abb. 2 und 3). Diese Versuche erfolgten in erst 5, dann 7 je 3-Liter-Abklärflaschen, durch die über die ganze Versuchszeit Gas aus Bomben geleitet wurde, das vorher in NaOH und Wasser gewaschen war (für den Fall einer Verunreinigung mit CO_2). Dabei erhielt die erste Flasche reinen N_2 , die letzte reinen O_2 , die Zwischenstufen N_2/O_2 -Gemische mit abnehmender N_2 - und steigender O_2 -Zufuhr, die durch Zählen der Blasen in den Waschflaschen reguliert wurde. Zum Vergleich lief auch stets eine Probe, durch die Luft mit der Wasserstrahlpumpe über verdünnte H_2SO_4 und NaOH geleitet wurde. Die auftretenden leichten Turbulenzunterschiede rielen nicht ins Gewicht.

Die Versuche fanden zuerst in dem genannten Nordgewächshaus mit seinen Temperaturschwankungen statt. Auch die Beleuchtungsstärke schwankte dort jahreszeitlich (Januar bis Mai), wobei ein Leuchtaggregat vor allem für die Übergangszeiten morgens und abends Zusatzlicht bot, so daß etwa 12-stündiges Wechsellicht entstand. Später wurden die Versuche in eine annähernd isolierte Kammer mit der fast konstanten Temperatur von 20°C verlegt. Zur Belichtung diente dort ein Leuchtaggregat mit 5 Röhren à 40 W (3 vom Typ Osram HNW 202; 2 vom Typ Philips TL 33), das verstellbar aufgehängt war und für einen Teil der Versuche auf eine Beleuchtungsstärke von 1000 lux, für einen anderen von 1400 lux im Abstand der Kulturen eingestellt wurde.

Der Ansatz erfolgte in einer grossen Mischflasche mit Nährlösung, zu der eine entsprechende Menge an Algenmaterial gegeben wurde, die dann gut durchgeschüttelt und auf die Abklärflaschen so verteilt wurde, dass auf je eine Flasche ein Liter Lösung kam.

Auswertung: Die Sauerstoffbestimmungen erfolgten nach der WINKLER-Methode (s.OHLE (1953)), und zwar wurde in der Regel einen Tag nach Beginn des jeweiligen Versuchs und einen Tag vor dessen Ende je eine Messung durchgeführt, deren Vergleich eine recht gute Konstanz der O_2 -Spannungen je Versuchsgefäß aufwies.

Es folgen Beispiele für Sauerstoffbestimmungen von zwei getrennten Versuchsreihen mit je 7 verschiedenen Konzentrationsstufen. Im ersten Fall liegen die beiden Messungen 5, im zweiten 6 Tage auseinander:

Versuchs- gefäß	1. Messung	2. Messung (nach 5 Tagen)
I	4,3	4,0 mg O_2 /l
II	5,8	5,3
III	11,6	9,2
IV	13,5	12,4
V	24,8	24,6
VI	30,7	26,6
VII	40,9	39,3

Versuchs- gefäß	1. Messung	2. Messung (nach 6 Tagen)
I	1,3	1,4 mg O_2 /l
II	5,8	5,7
III	10,4	8,3
IV	12,1	13,9
V	23,0	26,7
VI	28,3	32,1
VII	37,8	38,8

Die Auszählung der Einzeller wurde mit dem Haematozytometer (Tiefe 0,200 mm) vorgenommen. Dabei wurden pro

Versuchsgefäß 10-20 Proben aus der gut durchmischten Lösung entnommen und je Probe 5 Felder der Zählkammer ausgezählt, so daß auf jede Sauerstoffstufe 50-100 Messwerte entfielen, womit eine ausreichende statistische Sicherung zu gewinnen war. In der Regel ging eine Auszählung der Zelldichte den Versuchen voraus.

Zur Bestimmung des Chlorophyllgehalts wurden die Einzeller zentrifugiert, Hydrodictyon filtriert, der Rückstand mit Quarzsand zerrieben, mit CH_3OH aufgenommen und nochmals filtriert. Die so erhaltenen Farbstoffextrakte wurden im "BECKMANN-Apparat" bei $\lambda = 660 \text{ m}\mu$ durchgemessen.

Die Netz- und Zellängen von Hydrodictyon wurden nach der Anweisung von NEEB (1952) gemessen: die Netze wurden in gerade bodenbenetzten Petrischalen gestreckt ausgebreitet und Millimeterpapier untergelegt. Es läßt sich dann die Netzlänge bequem ablesen. Zur statistischen Sicherung wurden je Probe 70 Netze ausgemessen. Zur Ermittlung der Zellängen diente ein Binokularmikroskop mit Okularmikrometer bei 40-facher Vergrößerung. Pro Netz wurden 6 durchschnittlich geartete Zellen an ca. 10-15 Netzen je Probe ausgemessen. Die Zahlenangaben erfolgen in Skaleneinheiten des Mikrometers.

Zur Bestimmung des Trockengewichtes wurden die Algen durch geeichtes Filterpapier filtriert und nach 24-stündigem Aufenthalt im Trockenschrank unter 80°C gewogen. Nach weiteren 24 Stunden erfolgte eine Vergleichsmessung.

Phosphatbestimmungen: Es kam zunächst darauf an, das Material von anhaftendem Phosphat zu reinigen, was nur durch 3-5-tägiges Waschen in Aqua dest. bei mehrfachem Wasserwechsel gelang. Dabei wurde das Waschwasser nach der Molybdänblau-methode (DENIGES (1921)) jeweils auf Phosphat geprüft. Eine Schädigung der Algen durch das destillierte Wasser war mikroskopisch nicht festzustellen.

Um ein orientierendes Bild über die Phosphataufnahme zu erhalten, wurde das so vorbehandelte Material in Aqua dest. mit bestimmten abgestuften Phosphatgehalten gegeben. Versuche mit stehender Lösung wurden in 100 ml-Erlenmeyerkolben ausgeführt, andere in Abklärflaschen, durch die ein Luftstrom mittels der Wasserstrahlpumpe gesaugt wurde, um eine ständige Turbulenz zu erzielen. Sodann wurden Versuche mit der oben beschriebenen Sauerstoffverteilungsapparatur durchgeführt. Es diente ebenfalls Aqua dest. mit einer zugegebenen definitiven Menge an KH_2PO_4 als Medium. Die Proben wurden jeweils im PULFRICH-Photometer bei einer Absorptionsschicht von 150,2 mm und mit Filter "S72" (s.KALLE (1933)) durchgemessen und die Messwerte auf eine angefertigte Eichkurve bezogen.

Die statistische Auswertung folgte dem Ausdruck für den mittleren Fehler des Mittelwertes :

$$m = \pm \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{N(N-1)}}$$

Unter der Annahme, daß der wahre Mittelwert innerhalb des Spielraumes $\pm 3 m$ um den gefundenen Mittelwert liegt, ist bei den Versuchen, die eine statistische Auswertung ermöglichten, jeweils der dreifache Wert des mittleren Fehlers auf den zugehörigen Abbildungen eingetragen.

Bei dem PULFRICH-Photometer war eine Ablesegenauigkeit von ± 1 Skaleneinheit gegeben; das entspricht ca. $\pm 1 \mu\text{P/l.}$

E r g e b n i s s e

=====

I) DER EINFLUSS VERSCHIEDENER SAUERSTOFFSPANNUNGEN AUF DIE TEILUNGSRATEN EINZELLIGER GRÜNALGEN.

Nach den orientierenden Versuchen von PANNIER (1957/8),
bei *Chlorella*
der eine luftgesättigte Probe mit je einer von extremer
 O_2 -Über- und Untersättigung verglich und dabei verschie-
dene Zellausbeuten erhielt, war zu erwarten, daß die
Teilungstätigkeit von Algen in starkem Masse von der
Sauerstoffkonzentration des Milieus abhängig ist. Die-
se Frage wurde an *Chlorella*, *Ankistrodesmus*, *Mesotaenium*,
Pediastrum und *Cosmarium* genauer untersucht.

Die Versuche mit 100 ml-Flaschen sind für eine Auswer-
tung wenig brauchbar, da sich, wie erwähnt, die O_2 -
Gehalte zu schnell einander angleichen, so daß die
erhaltenen Resultate hier übergangen werden sollen.

Bei den Experimenten mit durchströmendem Gas konnte
der Nachteil einer Verklumpung des Materials durch die
ständige Turbulenz vermieden werden, vorausgesetzt,
daß die Algen vor dem Versuchsansatz so gut durchge-
schüttelt waren, daß eine homogene Suspension entstand,
so daß nicht nur für *Chlorella*, sondern auch für das
stark schleimige *Cosmarium* gleichmäßige Verteilungen
entnommener Proben in der Zählkammer vorlagen.

a) Versuche mit Wechsellicht.

Diese Versuche fanden in dem genannten Nordgewächshaus
unter den angegebenen Bedingungen statt.

Wie die Kurven (Abb. 4-11) zeigen, erhöhen sich die
Teilungsraten von ca. 2-4 mg O_2 /l zum Luftsättigungs-
wert (bei ca. 10-12 mg O_2 /l); sie steigen mit zunehmen-
den Sauerstoffdrücken noch erheblich an und erreichen

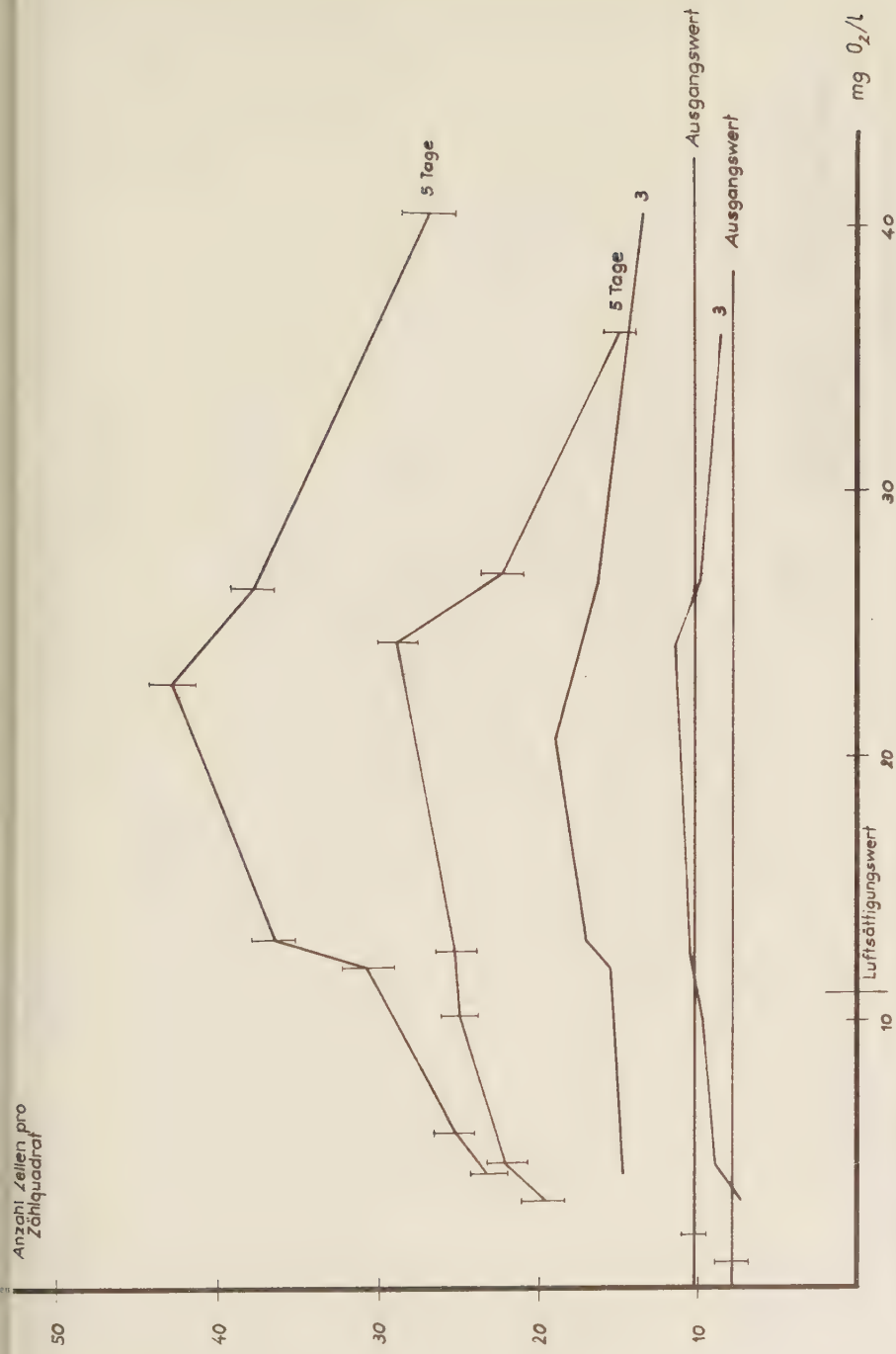


Abb. 4 Teilungsraten von *Chlorella* bei verschiedenen Sauerstoffspannungen in Dauerlicht (blau) und 12-stündigem Licht-Dunkel-Wechsel (rot), gemessen nach den angegebenen Zeiten.

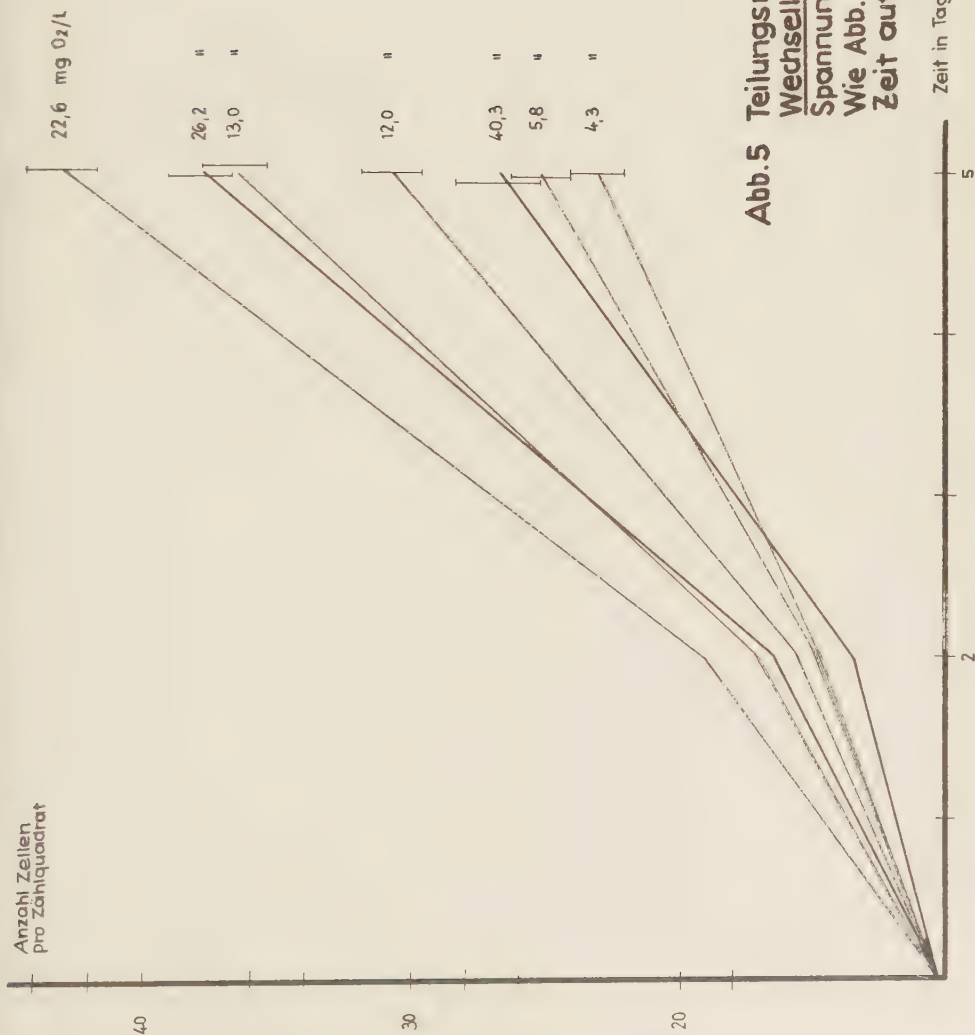


Abb. 5 Teilungsraten von *Chlorella* im Wechselslicht bei verschiedenen O₂-Spannungen.
Wie Abb. 4, aber als Funktion der Zeit aufgetragen.

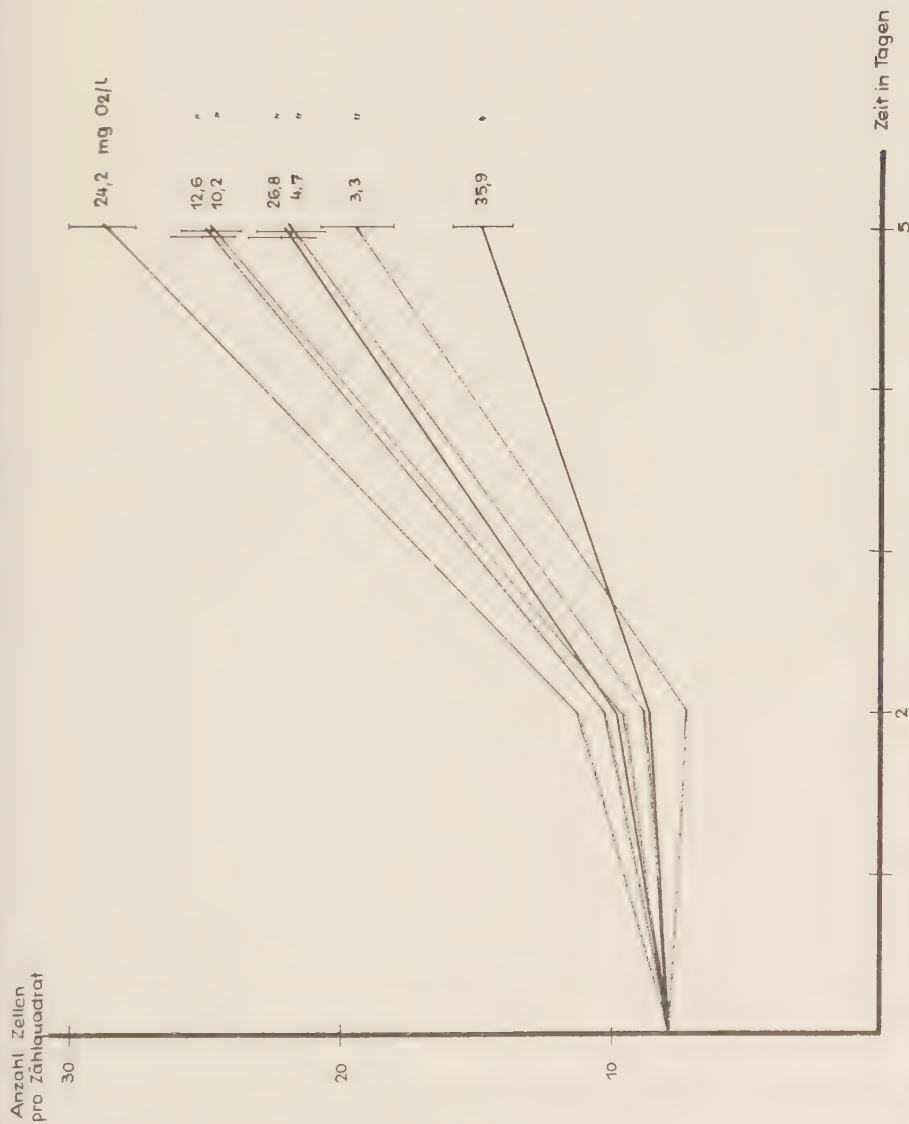


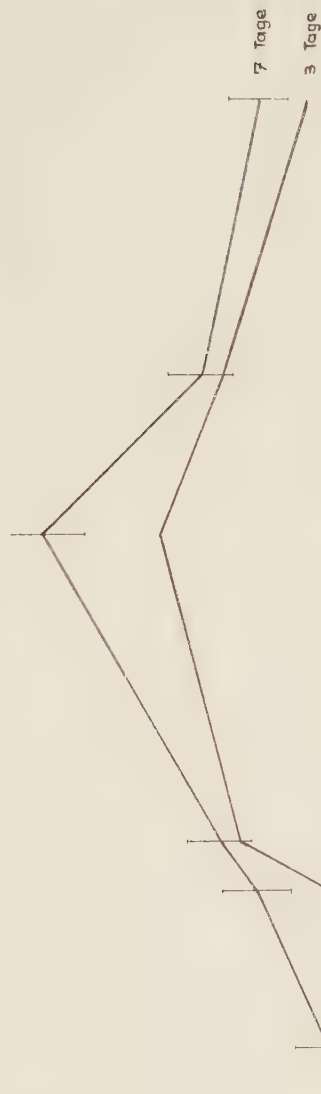
Abb. 6 Teilungsraten von Chlorella im Dauerlicht bei verschiedenen O₂-Spannungen.
Wie Abb. 4, aber als Funktion der Zeit aufgetragen

Anzahl Zellen pro
Zählquadrat

15

10

5



7 Tage

3 Tage

Ausgangswert

mg O₂/l

40

30

20

10

Luftsättigungswert

Abb. 7 Teilungsraten von Ankiistrodesmus bei verschiedenen Sauerstoffspannungen im 12-stündigen Licht-Dunkel-Wechsel, gemessen nach den angegebenen Zeiten.



Abb. 8 Teilungsraten von Ankiastrodesmus wie in Abb. 7, aber als Funktion der Zeit aufgetragen.

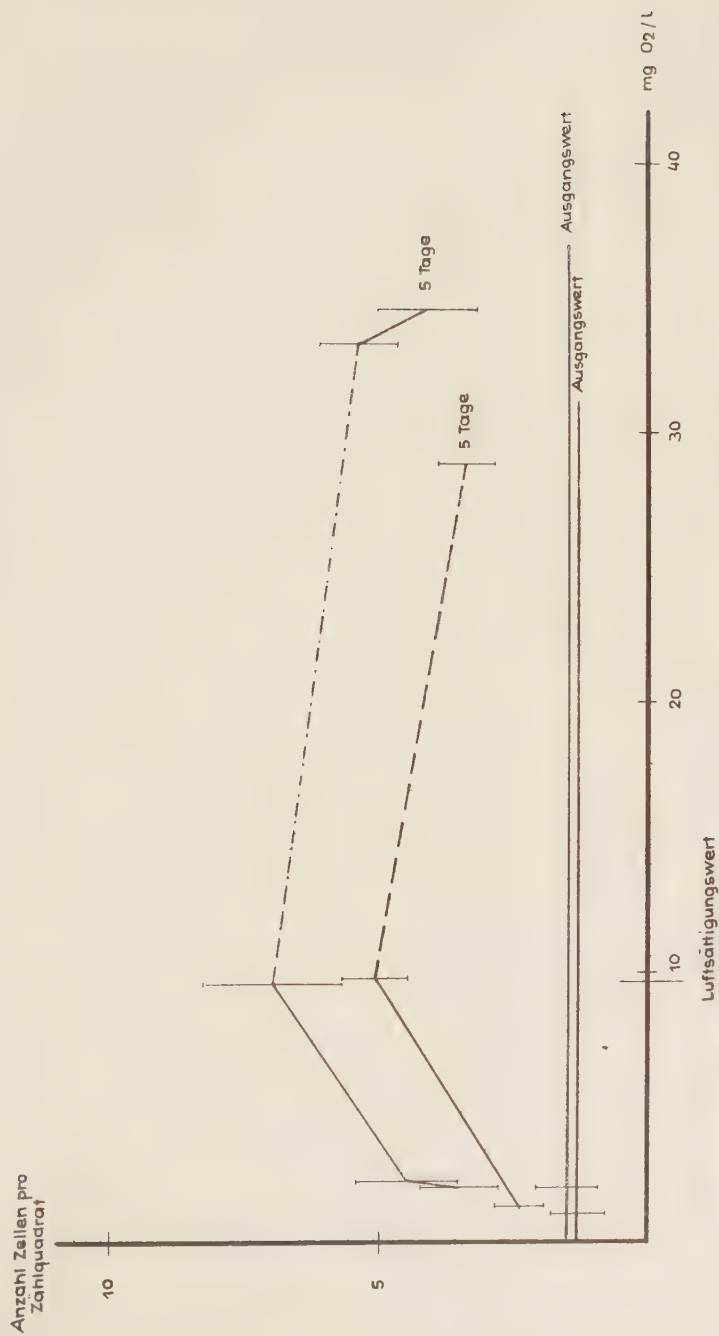


Abb. 9 Teilungsraten von Mesotaenium bei verschiedenen Sauerstoffspannungen im 12-stündigen Licht-Dunkel-Wechsel, gemessen nach den angegebenen Zeiten. Kurven von zwei voneinander unabhängigen Versuchen.

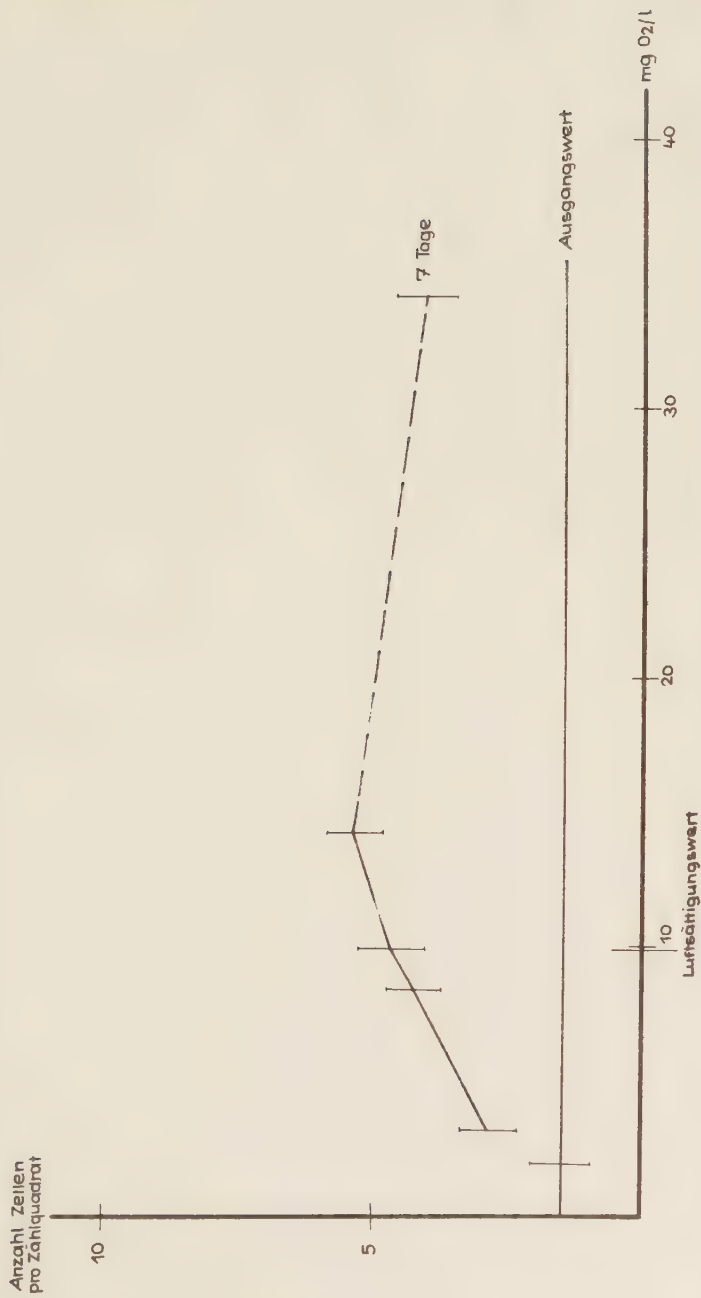


Abb. 10 Teilungsraten von *Pediastrum* bei verschiedenen Sauerstoffspannungen im 12-stündigen Licht-Dunkel-Wechsel, gemessen nach 7 Tagen.

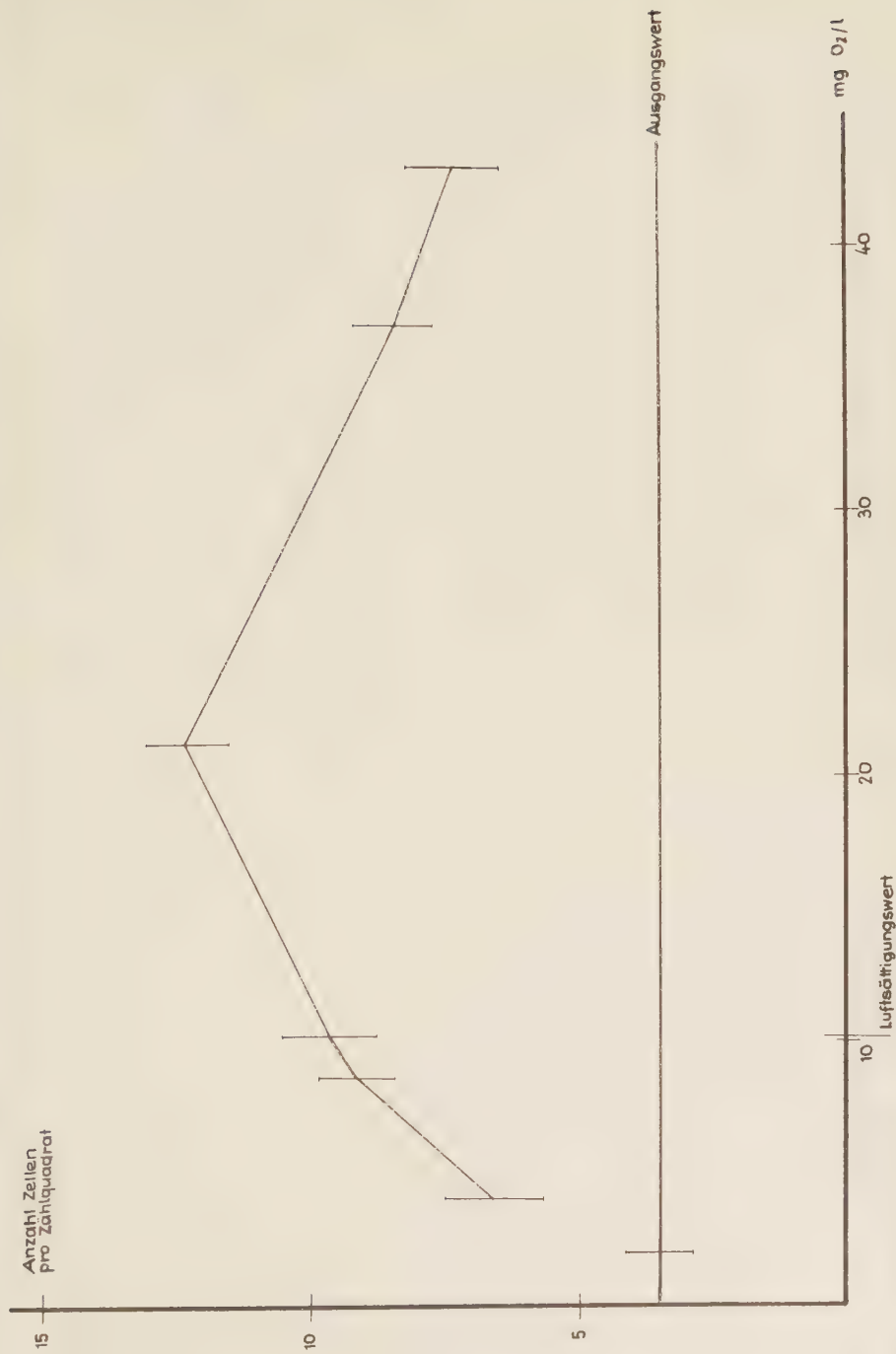


Abb. 11 Teilungsraten von Cosmarium bei verschiedenen Sauerstoffspannungen im 12-stündigen Licht-Dunkel-Wechsel, gemessen nach 10 Tagen.



Abb. 12 Die Chlorophyllproduktion von *Cosmarium* bei verschiedenen O₂-Spannungen im 12-stündigen Wechsellicht, gemessen nach 10 Tagen.

zwischen 20 und 25 mg O_2 /l ihr Maximum, um erst bei noch höheren Konzentrationen wieder abzusinken. Bei den Endwerten (zwischen 35 und 40 mg O_2 /l) liegt die Zellenzahl meist etwas über den Werten für starke Sauerstoffuntersättigung.

Auf den Abb. 9 und 10 fehlen Zwischenwerte über die Teilungshöhe bei O_2 -Übersättigungen. Die angegebenen Werte lassen aber auf einen ähnlichen Verlauf schließen, wie ihn die übrigen Kurven zeigen.

Nach mikroskopischen Beobachtungen ergaben sich folgende Befunde: Bei starken Untersättigungen sind die Zellen groß, kompakt, reservestoffreich und intensiv grün, bei der luftgesättigten Probe sind sie demgegenüber etwas kleiner und besitzen weniger Reservematerial. Bei starken Übersättigungen werden die Zellen sehr klein, zart und durchscheinend.

Die Kurve für die Chlorophyllabsorptionen unter verschiedenen Sauerstoffspannungen, bezogen auf gleiche Zellenzahl (Abb. 12), weist ebenfalls ein typisches Maximum auf, das jedoch bei ziemlich hohen Übersättigungen (37 mg O_2 /l) liegt.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Bei niedrigen O_2 -Spannungen ist die Teilungstätigkeit gehemmt, es wird aber Substanz angereichert. O_2 -Übersättigungen rördern die Teilung, und zwar zunehmend mit steigender O_2 -Konzentration. Dabei sinkt der Vorrat an Reservestoffen. Werden extrem hohe O_2 -Konzentrationen geboten, so verarmen die Zellen an Chlorophyll und Reservestoffen und die Teilungstätigkeit geht zurück.

b) Versuche mit Dauerlicht.

Speziell mit Chlorella wurde auch in der Klimakammer bei 1400 lux experimentiert, um unter konstanten Bedingungen Vergleiche zwischen Licht-Dunkel-Wechsel und Dauerlicht ziehen zu können (Abb. 4-6).

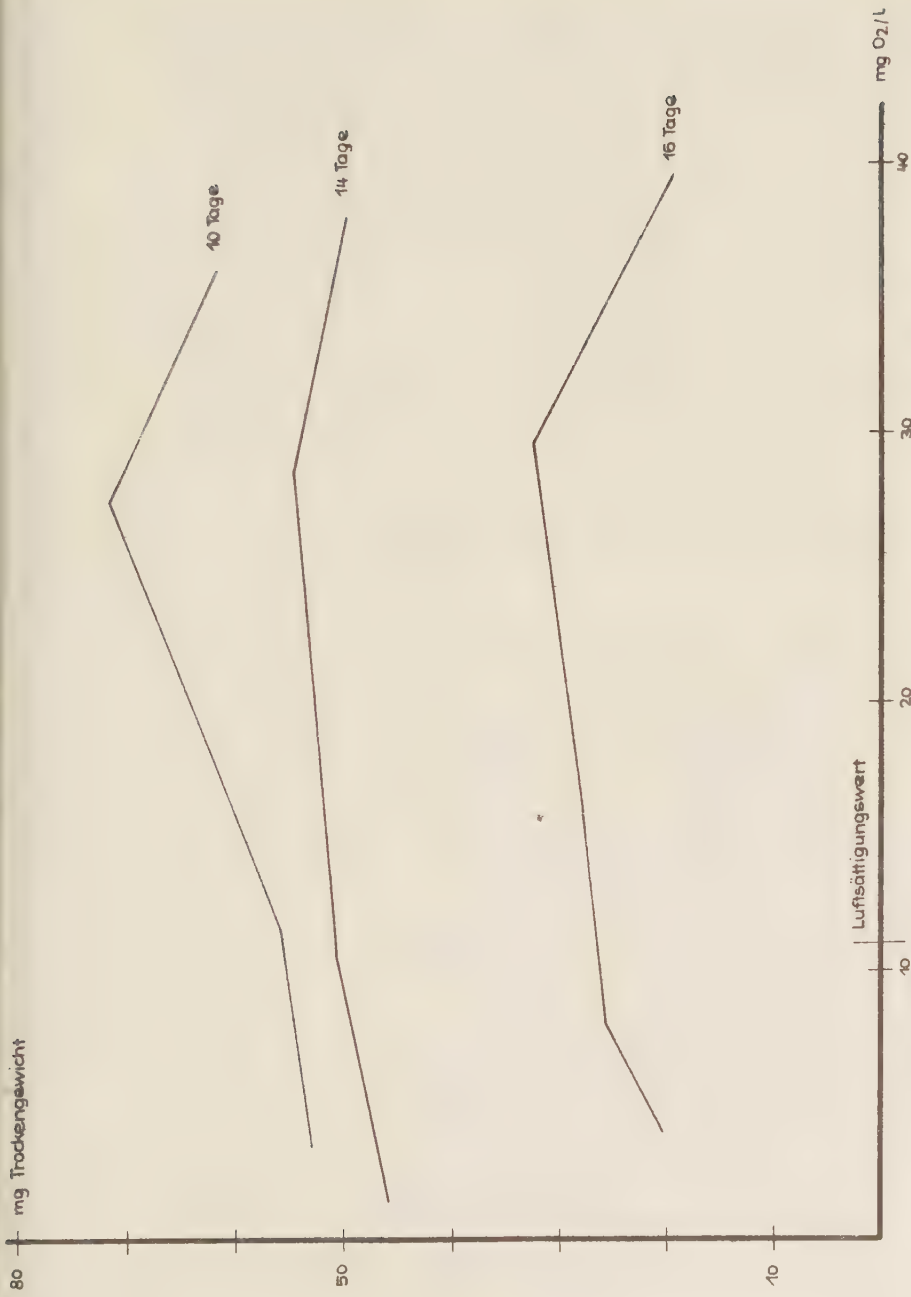


Abb. 13

Die Trockensubstanzproduktion von *Hydrodictyon* bei verschiedenen O₂ - Spannungen im 12-stündigen Wechselsicht, gemessen nach den angegebenen Zeiten. Kurven von drei voneinander unabhängigen Versuchen

Es zeigt sich, daß die Teilungsraten im Wechsellicht höher sind als im Dauerlicht. Der Unterschied scheint sich mit der Zeit zu vergrößern, und zwar am stärksten im Bereich hoher Sauerstoffdrucke. Möglicherweise wirkt Dauerlicht in der gleichen Richtung auf die Zellen wie hohe Sauerstoffkonzentrationen, d.h. zunächst teilungsfördernd (für Licht gibt das HARTMANN (1953) an, für Sauerstoff liefert die vorliegende Arbeit Belege), und wenn beide zusammenwirken, erfolgt der vorliegende starke Abfall, d.h. die Zellen verkleinern sich derart durch Teilung, daß sie sich schließlich nur noch eingeschränkt oder überhaupt nicht mehr teilen können. Entsprechend liegt bei niedrigen Sauerstoffspannungen zwischen beiden Proben kaum ein Unterschied vor.

II) DER EINFLUSS VERSCHIEDENER SAUERSTOFFSPANNUNGEN AUF DIE TROCKENSUBSTANZ- UND CHLOROPHYLLPRODUKTION BEI HYDRODICTYON.

Es wurden möglichst junge Netze benutzt, die längere Zeit bei Schwachlicht in dichter Lagerung gezogen und infolgedessen chlorophyll- und reservestoffreich waren. Auch eine gleichmässige Durchmischung für die Verteilung auf die Versuchsflaschen erforderte möglichst kleine Exemplare. Die Versuche fanden in der weitgehend isolierten Kammer bei ca. 1000 lux und einer Temperatur von $20 \pm 1^\circ\text{C}$ statt. Die Kulturen waren nicht bakteriensteril, die O_2 -Gehalte konnten jedoch durch die ständige Gaszufuhr weitgehend konstant gehalten werden.

a) Versuche mit 12-stündigem Licht-Dunkel-Wechsel.

Unter diesen Bedingungen zeigt die Produktion an Trockensubstanz in allen Kurven (Abb. 13) ein Maximum zwischen 27 und 31 mg O_2 /l-Übersättigung. Der Extremwert für Übersättigung liegt meist über dem für das O_2 -ärmste Milieu. Der Anstieg von niedrigen O_2 -Spannungen zum Maximum erfolgt sehr viel allmählicher als der Abfall zum Endwert zwischen 35 und 40 mg O_2 /l-Übersättigung.

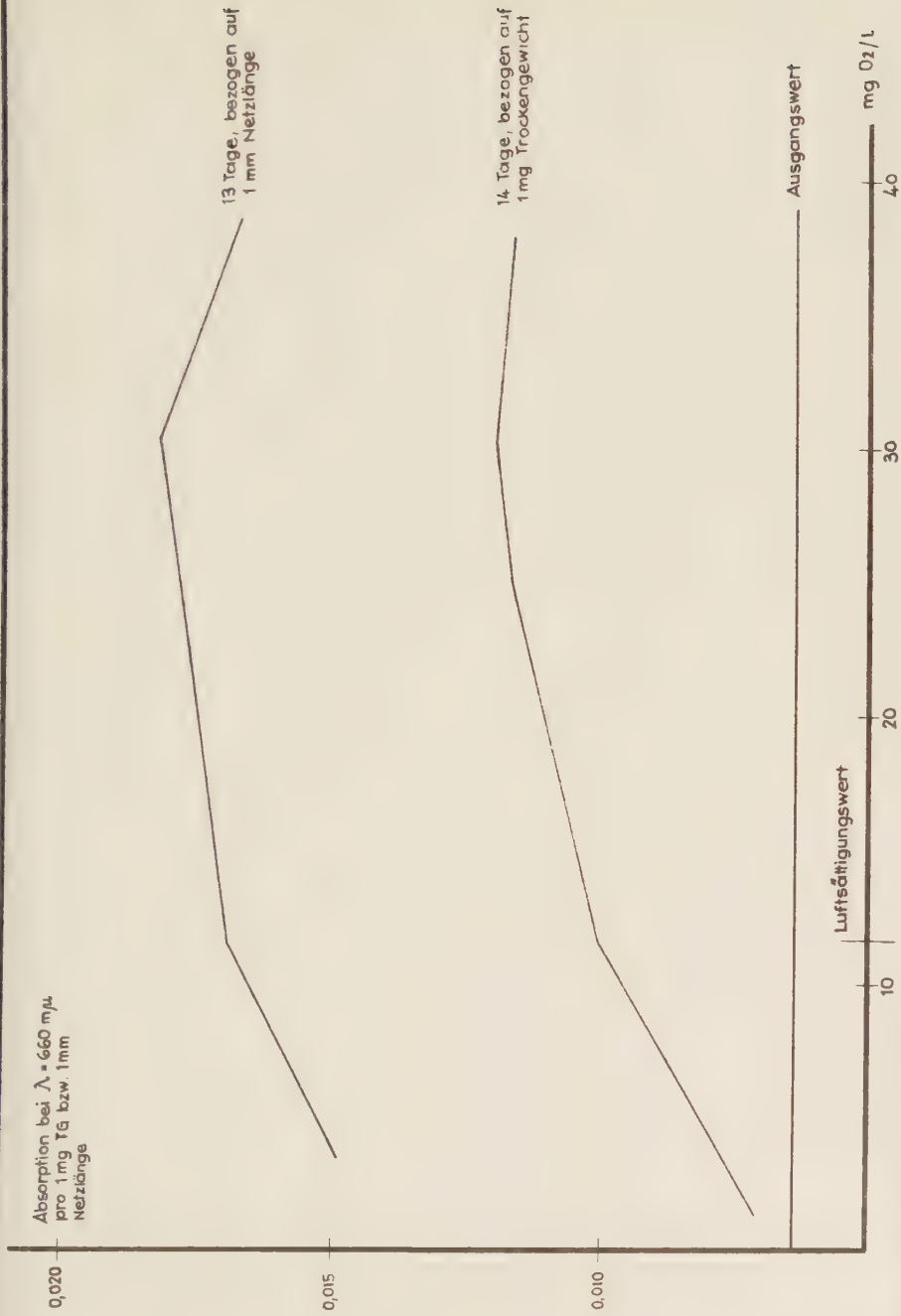


Abb. 14 Die Chlorophyllproduktion von Hydrodictyon bei verschiedenen O_2 -Spannungen in 12-stündigem Wechsellicht. Kurven von zwei voneinander unabhängigen Versuchen. Messungen nach den angegebenen Zeiten.

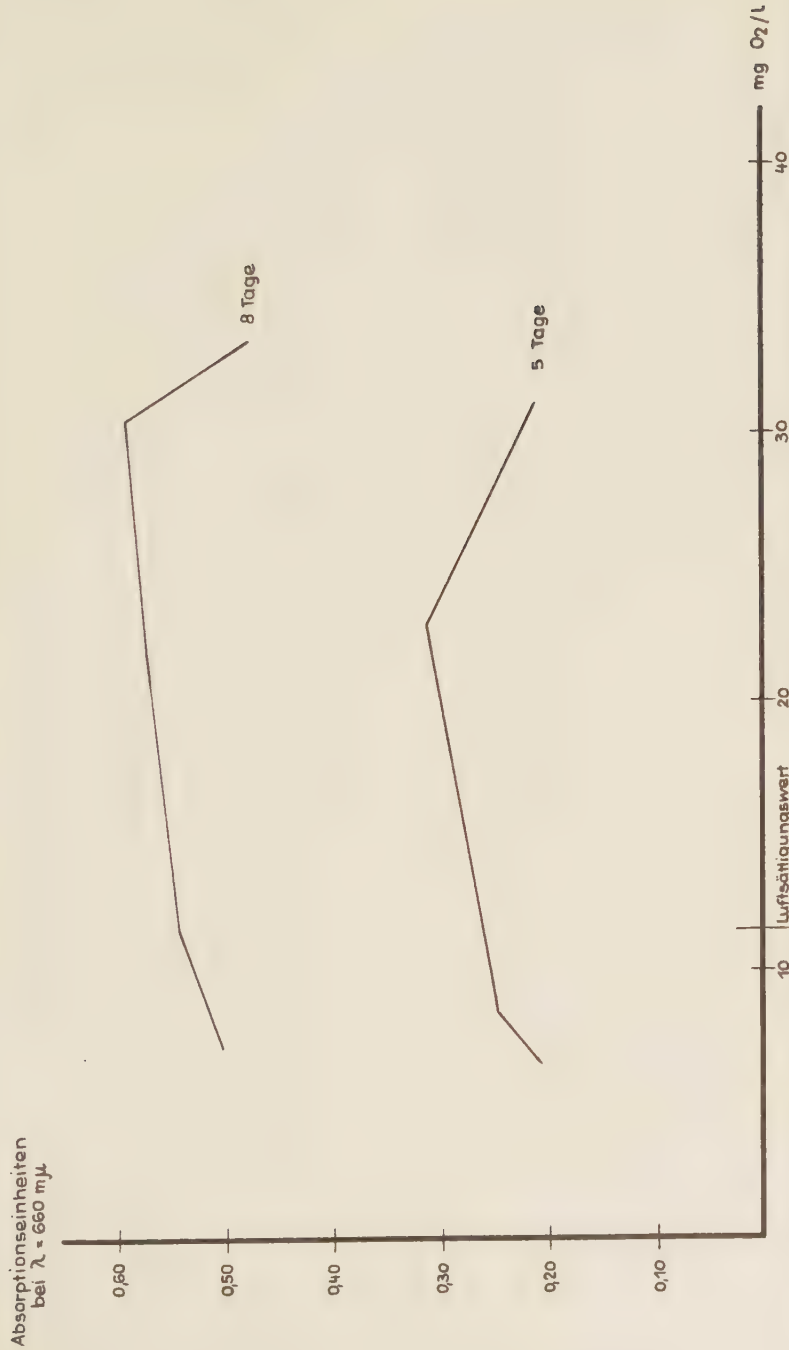


Abb. 15 Die Chlorophyllproduktion von *Hydrodictyon* bei verschiedenen O₂-Spannungen im Dauerdunkel. Kurven von zwei voneinander unabhängigen Versuchen. Messungen nach den angegebenen Zeiten.

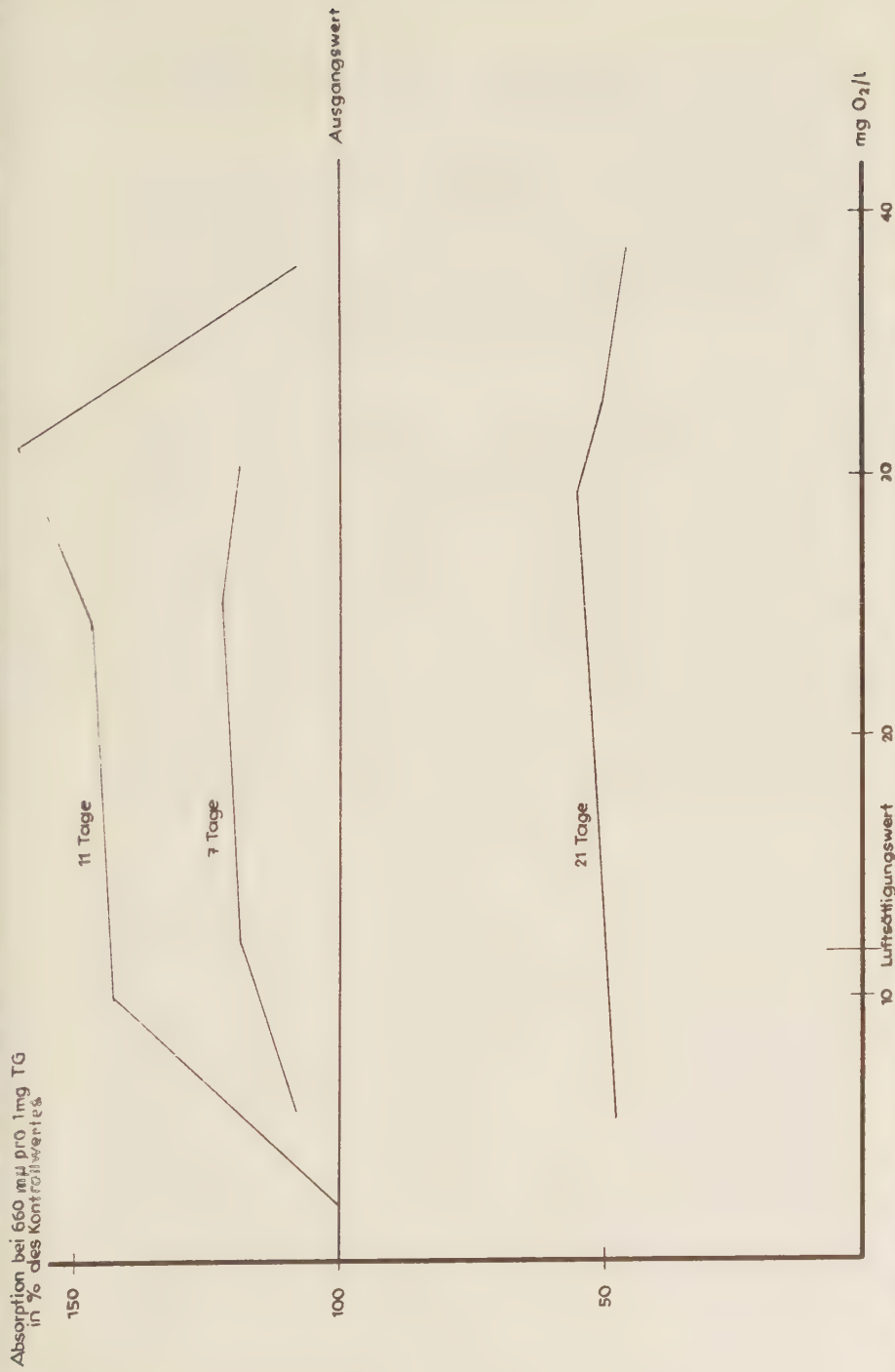


Abb. 16 Die Chlorophyllproduktion von Hydrodictyon bei verschiedenen O₂-Spannungen im Dauerdunkel. 3 getrennte, verschiedenen lange Versuche, bezogen auf einen Ausgangswert von 100% Chlorophyllgehalt.

Die Niveauunterschiede der Kurven haben in verschiedenen Mengen an Ausgangsmaterial ihre Ursache.

Die Abb. 14 zeigt den Verlauf der Chlorophyllabsorption unter verschiedenen Sauerstoffspannungen, bezogen auf gleiche Mengen an Pflanzenmaterial. Auch hier liegen die Maxima ziemlich hoch (bei 30 mg O_2/l); die Kurven dürften erst bei noch höheren als den hier angegebenen Endwerten steil abfallen. Diese Befunde entsprechen etwa dem von Cosmarium (Abb. 12).

Die Prüfung der Algen unter dem Mikroskop sowie die vorstehenden Ergebnisse liefern für 12-stündiges Wechsellicht folgendes Bild: Bei starken O_2 -Untersättigungen liegt dichtes Plasma vor, die Zellen sind gedrunken, die Photosynthese ist gehemmt und die Substanzproduktion ist gering gegenüber den normalen Bedingungen. Bei leichten Übersättigungen nimmt die Substanz- und Chlorophyllproduktion gegenüber der luftgesättigten Probe noch zu und erreicht bei ca. 30 mg O_2/l ihr Maximum. Bei starken Übersättigungen werden die Zellen zart und plasmaarm, die Plastiden werden blass und die Substanzproduktion ist gehemmt, so daß sogar Deformationen der Zelle auftreten, weil deren Lumen nicht voll ausgefüllt ist (s. Abb. 33, 34).

b) Versuche im Dauerdunkel.

Alle Versuche fanden in bikarbonatfreier Lösung statt. Vor Beginn wurde der Chlorophyllgehalt pro 1 mg Trockengewicht ermittelt, so daß eine Kontrolle für die Chlorophyllproduktion im Dauerdunkel vorlag (s. Abb. 16). Die Kurven zeigen, daß, zumindest bei Sauerstoffkonzentrationen zwischen den Extremwerten, der Chlorophyllgehalt in den ersten Tagen ansteigt. Hiermit sind die Kurven der Abb. 15, obwohl ohne Kontrollwert, vergleichbar. Das Produktionsmaximum liegt, ähnlich wie bei Wechsellicht, zwischen 25 und 31 mg O_2/l , der Abfall bei hohen O_2 -Konzentrationen ist steiler als der Anstieg

zum Maximum. Unterhalb von 2 mg O_2/l -Untersättigung scheint keine Produktion mehr stattzufinden, oberhalb von ca. 40 mg O_2/l -Übersättigung scheint sie ebenfalls unterbunden zu sein (Abb. 16, oberste Kurve). Verfolgt man die Chlorophyllproduktion über 3 Wochen (Abb. 16), so liegt sie in den mittleren O_2 -Bereichen nach 7 Tagen bereits erheblich über dem Kontrollwert, ist nach 11 Tagen noch beträchtlich angestiegen, während nach 21 Tagen der Chlorophyllgehalt schon weit unter den Kontrollwert gesunken ist, also ein starker Abbau stattgefunden hat.

Das mikroskopische Bild zeigt bei hohen Übersättigungen kleine Zellgrößen, dünne Membranen, wenig Reservestoffe und blasse Plastiden; bei hohen Untersättigungen ebenfalls Hungerformen gegenüber den unter Normalbedingungen gehaltenen Objekten (s.auch Abb. 35).

Bei genügendem Sauerstoffangebot läuft demnach die Chlorophyllproduktion noch einige Zeit (mehr als 10 Tage) weiter, weicht dann aber einem allgemeinen Abbau.

III) DAS LÄNGENWACHSTUM VON HYDRODICTYON UNTER VERSCHIEDENEN SAUERSTOFFSPANNUNGEN.

Im Anschluß an die orientierenden Versuche PANNIERS (1957/8) sollte die Frage nach der Abhängigkeit des Längenwachstums von der Sauerstoffkonzentration des Milieus näher geprüft werden. Als Material dienten wieder junge Netze, die nach gleicher Länge ausgewählt und in gleicher Anzahl auf die Versuchsgefäße verteilt wurden. Die Versuche fanden bei 12-stündigem Wechsellicht in normaler Nährlösung und in der Klimakammer statt.

a) Netzwachstum.

Zunächst wurde das Längenwachstum von Netzen geprüft, die 4 Tage in N_2 -, dann 4 Tage in O_2 -gesättigter Lösung

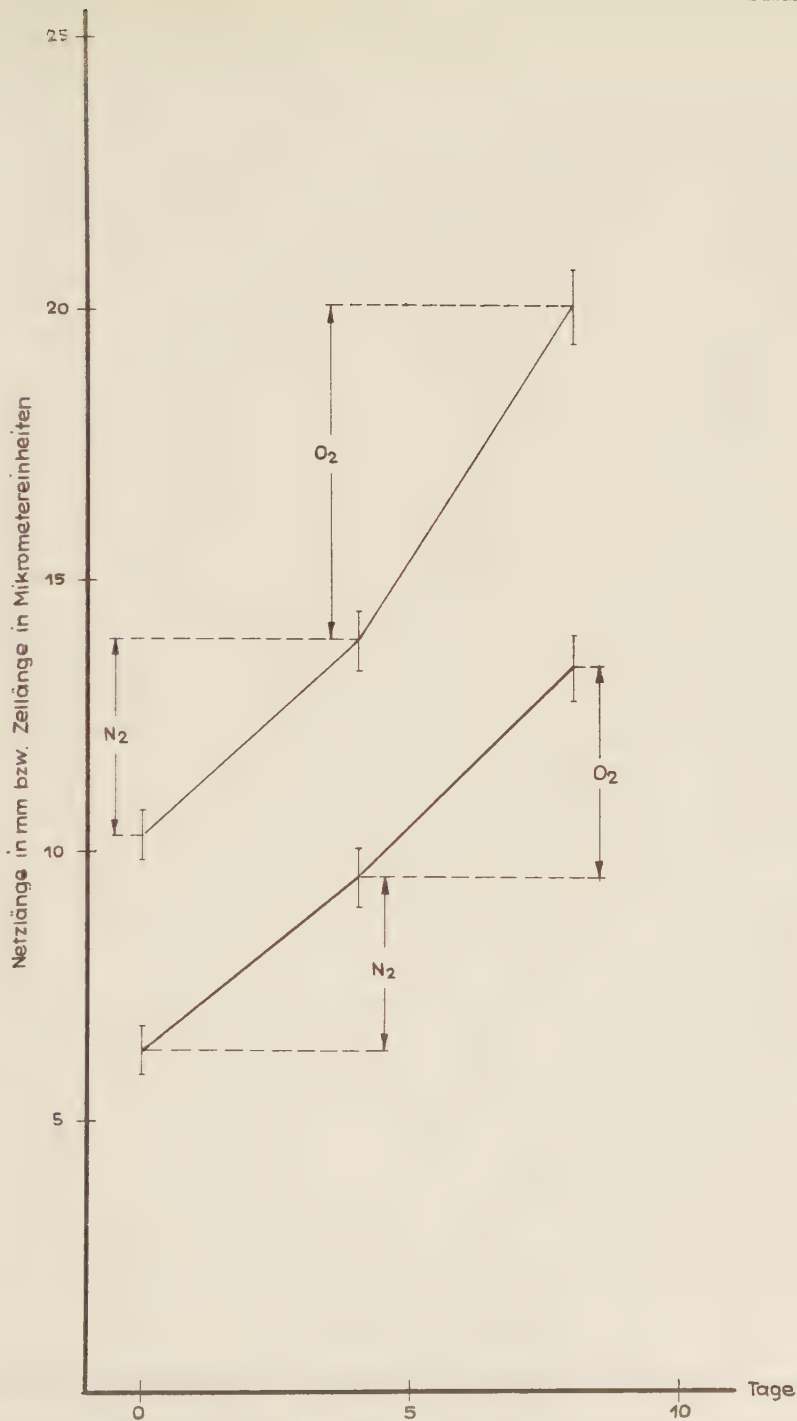


Abb.17 Zell- (rot) und Netzwachstum (blau) von *Hydrodictyon* in N_2 - gegenüber O_2 -gesättigter Lösung bei 12-stündigem Wechsellicht.

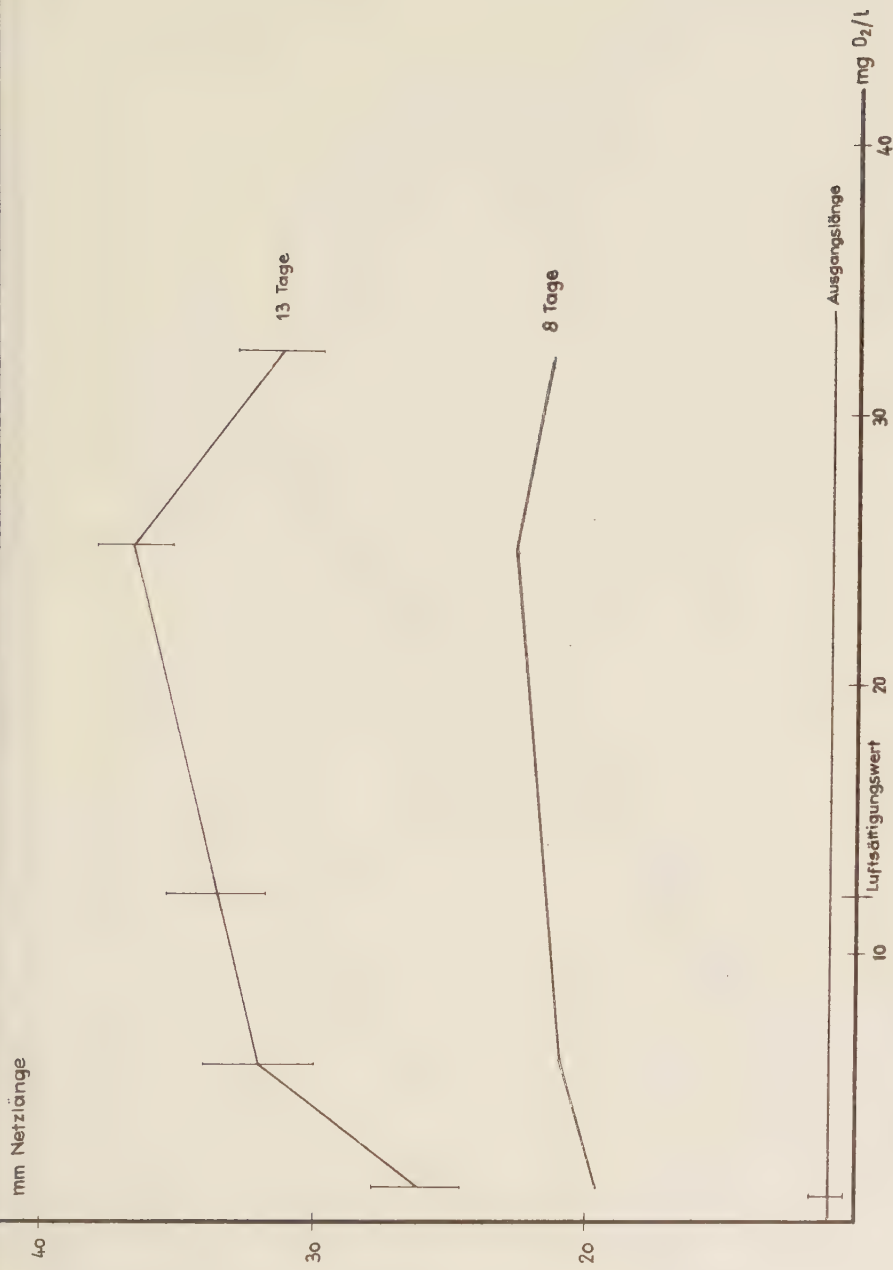


Abb. 18 Das Netzwachstum von Hydrodictyon bei verschiedenen Sauerstoffspannungen in 12-stündigem Wechsellicht, gemessen nach den angegebenen Zeiten

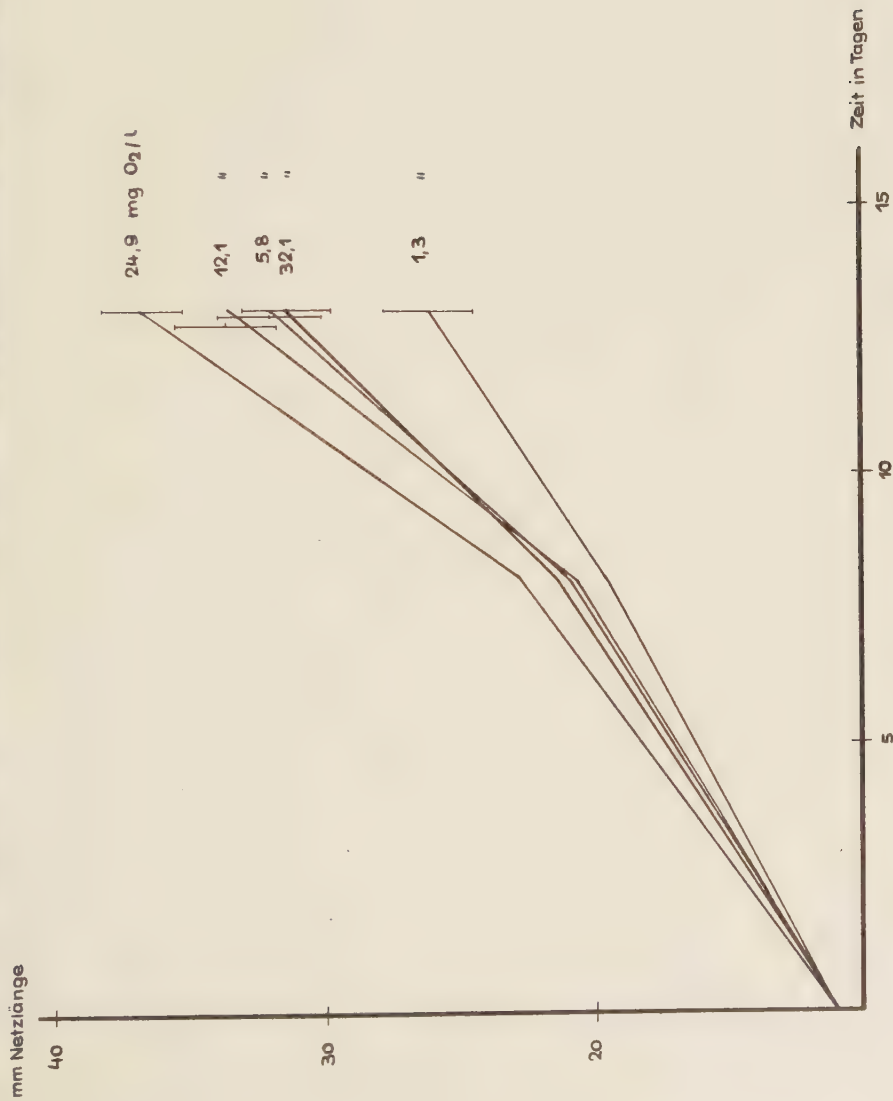


Abb. 19 Das Netzwachstum von *Hydractinia* wie bei Abb. 18, aber als Funktion der Zeit aufgetragen

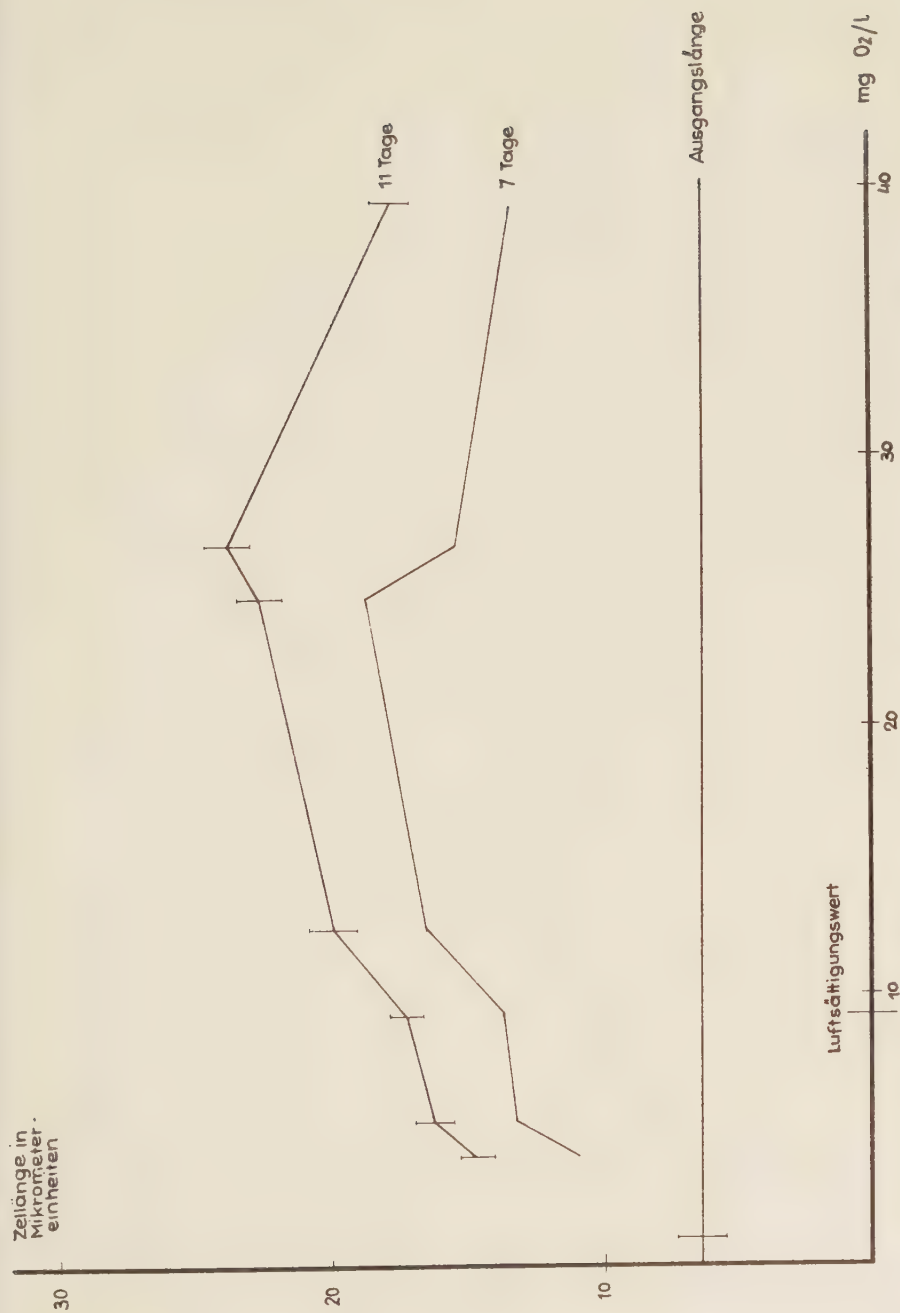


Abb. 20 Das Zellwachstum von *Hydrodictyon* bei verschiedenen Sauerstoffspannungen in 12-stündigem Wechsellicht, gemessen nach den angegebenen Zeiten.

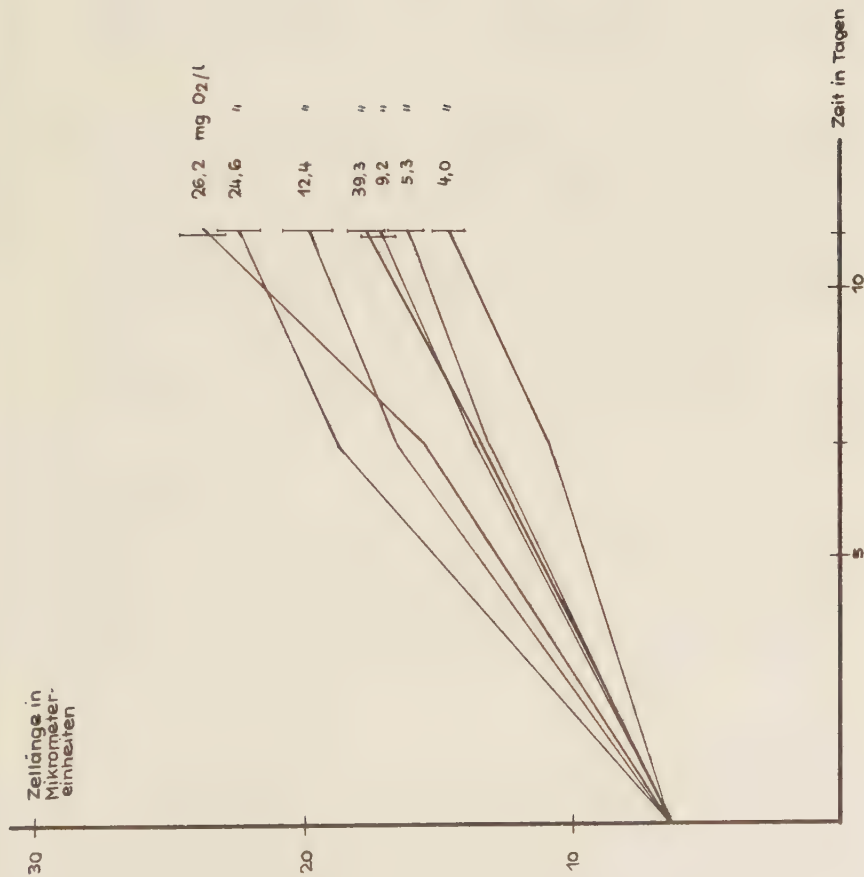


Abb. 21

Das Zellenwachstum von Hydrodictyon wie bei Abb. 20, aber als Funktion der Zeit aufgetragen.

gehalten wurden, wobei sich ein deutlicher Mehrzuwachs im O_2 -Milieu zeigt (s. Abb. 17).

Daraufhin wurden Versuche mit der Sauerstoffverteilungsapparatur durchgeführt. Verfolgt man dabei das Wachstum über 2 Wochen (Abb. 18, 19), so zeigt sich, daß die Längenunterschiede mit der Zeit zunehmen. Übereinstimmend mit PANNIER (1957/8) ist der Zuwachs bei unter-sättigten Lösungen am geringsten, bei stark übersättigten etwas höher; das Maximum liegt jedoch nicht beim Luftsättigungswert, sondern bei ca. 25 mg O_2 /l-Übersättigung, also etwa den Maxima der Substanzproduktion entsprechend (Abb. 13).

Anscheindend wirken hohe O_2 -Konzentrationen, ähnlich wie anfänglich das Dauerlicht, fördernd auf das Streckungswachstum. Erst bei extrem hohen Konzentrationen bzw. längerer Einwirkungszeit wird dieser Einfluß hemmend, da die Substanzproduktion zu sehr hinter dem Streckungswachstum zurückbleibt und die Algen die typische Hantelform annehmen (vgl. NEEB (1952)). Diese Erscheinung entspricht den Befunden an Chlorella, wo ebenfalls eine gleichsinnige Wirkung von Licht und Sauerstoff angenommen werden kann.

b) Zellwachstum .

Schon NEEB (1952) stellte fest, daß Netz- und Zellverlängerung proportional verlaufen. Die vorliegenden Versuche konnten das bestätigen: der Verlauf des Zellwachstums unter verschiedenen Sauerstoffspannungen folgt genau dem der Netzverlängerungen (Abb. 20, 21).

IV) DIE PHOSPHATAUFNAHME VON HYDRODICTYON IN LÖSUNGEN VERSCHIEDENER PHOSPHATKONZENTRATIONEN.

Es galt zunächst restzustellen, wie hoch die Phosphataufnahme bei Hydrodictyon überhaupt ist und ob sie sich mit der Phosphatkonzentration des Mediums ändert, um

^aP-Verbrauch in γ
bezogen auf gleiche
Chlorophyllabsorptions-
werte (0,1)

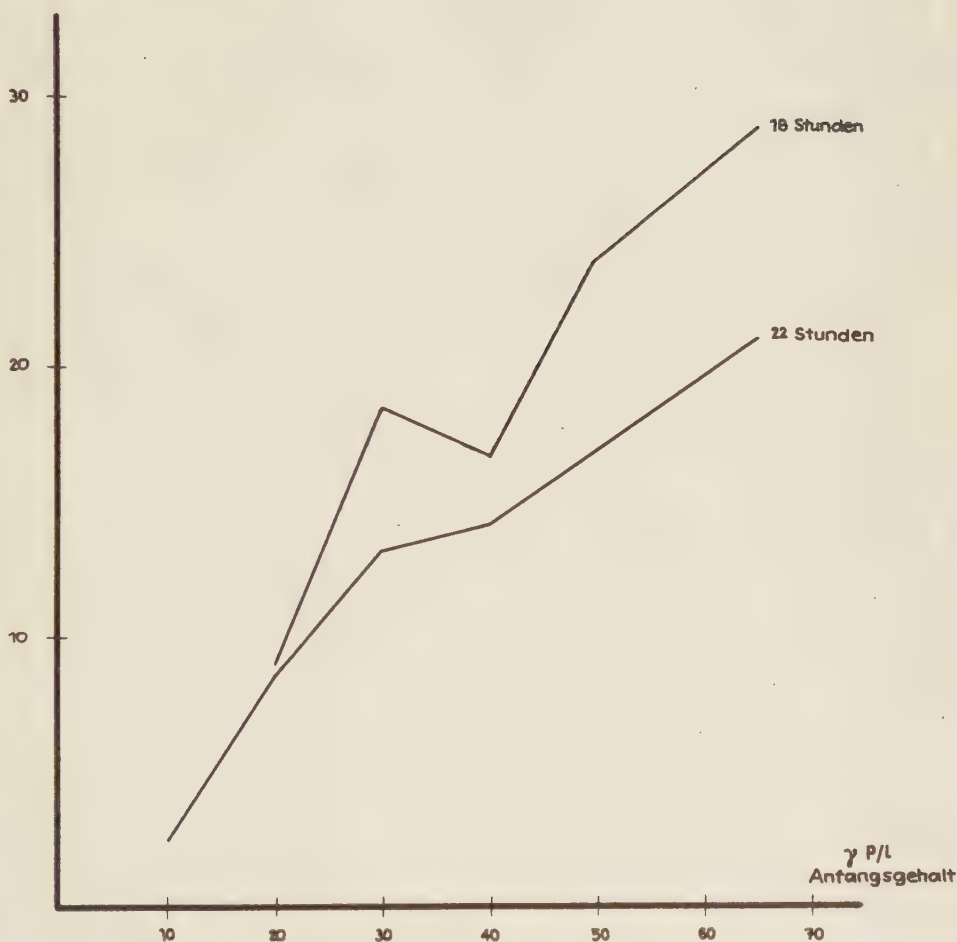


Abb. 25 Die Phosphoraufnahme von *Hydrodictyon* bei verschiedenen Phosphatkonzentrationen der Kulturlösung, bezogen auf gleiche Werte der Chlorophyllabsorption, in ca. 12-stündigem Wechsellicht. Messungen nach den angegebenen Zeiten in voneinander unabhängigen Versuchen.

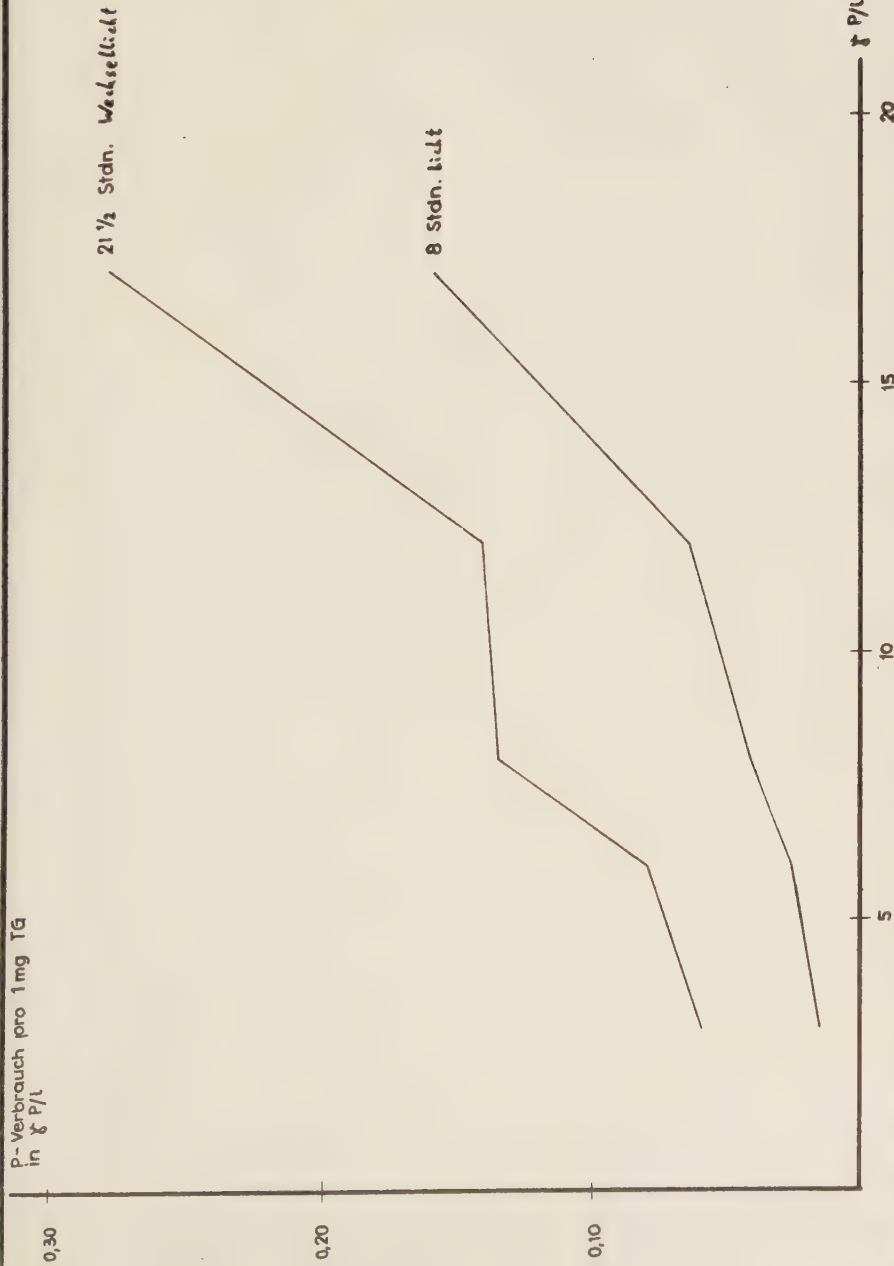


Abb. 26 Die Phosphoraufnahme von Hydrodictyon bei verschiedenen Phosphatkonzentrationen der Kulturlösung, bezogen auf 1 mg Trockensubstanz. Messungen nach den an - gegebenen Zeiten am gleichen Versuch. Ca. 12-stündiges Wechsellicht.



Abb.24 Die Phosphoraufnahme von *Hydrodictyon* bei verschiedenen Phosphatkonzentrationen der Kulturlösung. Wie Abb.23, aber als Funktion der Zeit aufgetragen.



Abb.23 Die Phosphoraufnahme von *Hydrodictyon* bei verschiedenen Phosphatkonzentrationen der Kulturlösung, bezogen auf gleiche Mengen an Frischmaterial, im Dauerlicht und nach verschiedenen Zeiten.

P-Verbrauch in % pro gleiche
Menge Frischmaterial

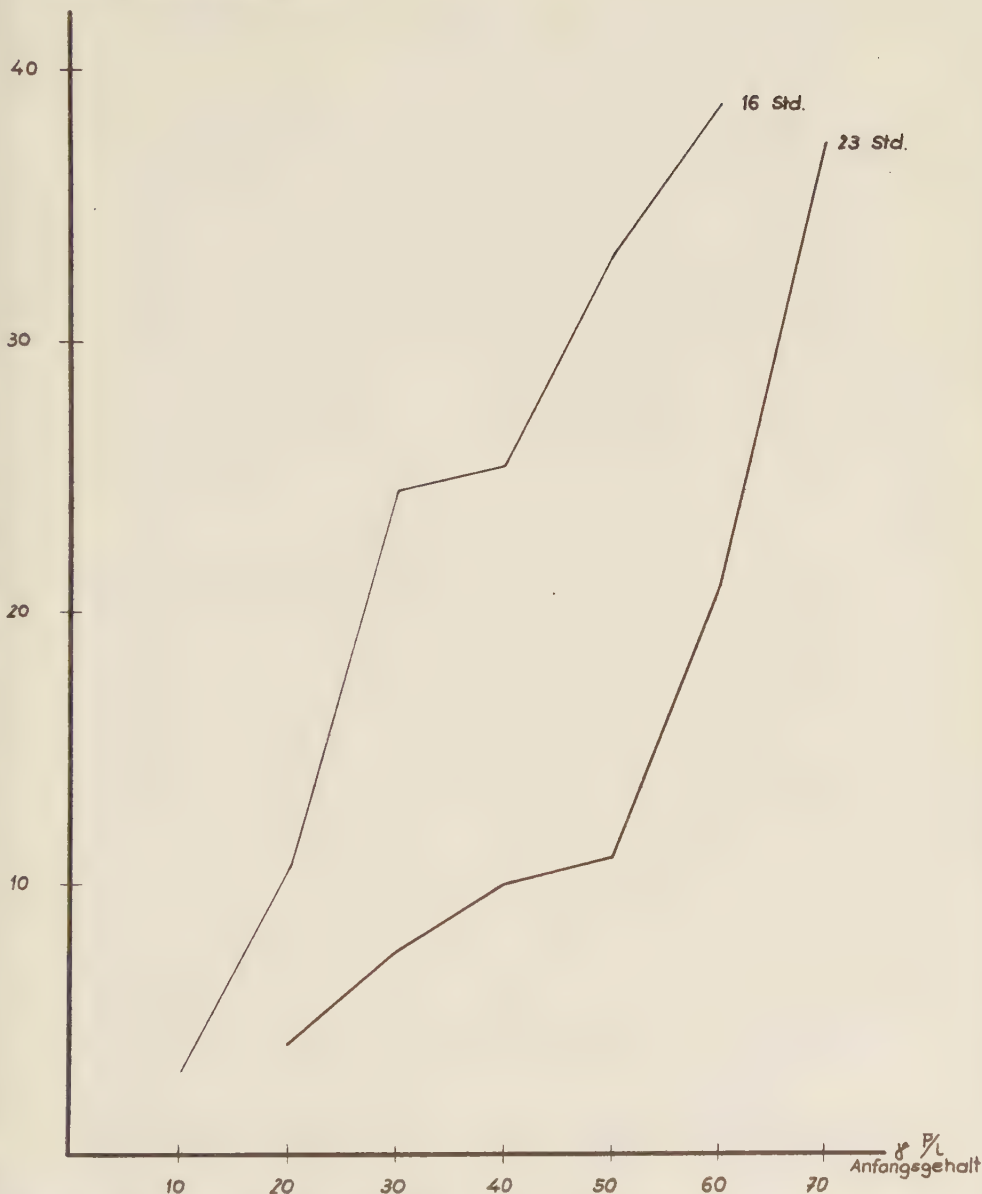


Abb.22 Die Phosphoraufnahme von Hydrodictyon bei verschiedenen Phosphatkonzentrationen der Kulturlösung, bezogen auf gleiche Mengen an Frischmaterial, in ca.12-stündigem Wechsellicht. Messungen nach den angegebenen Zeiten in voneinander unabhängigen Versuchen.

den Einfluss des Sauerstoffs im Bereich möglichst signifikanter Aufnahmeraten untersuchen zu können.

Die Algen wurden in häufig erneuertem destilliertem Wasser solange gewaschen, bis keine Phosphatabgabe mehr zu messen war, und darüberhinaus noch einige Zeit im Wasser belassen, insgesamt mindestens über 4 Tage, so daß ein hinreichender Phosphatmangelzustand vorgelegen haben dürfte. Es wurden möglichst gleiche Materialmengen auf die Versuchsgefäße verteilt. Ein Teil der Versuche (Abb. 22, 25) fand in 100 ml-Erlenmeyerkolben mit stehender Lösung statt, ein anderer (Abb. 23, 24, 26) in Abklärflaschen, durch die Luft mit der Wasserstrahlpumpe gesaugt wurde, um Stagnationseffekte auszuschließen.

Zunächst wurde eine Versuchsserie mit verschiedenen Phosphatkonzentrationen in steigender Reihe von 10 bis 75 μ P/l angesetzt, derart, daß jede Konzentrationsstufe ca. 10 μ P/l mehr enthielt als die vorhergehende. Es ergab sich, daß die Aufnahmeraten mit der Konzentration stiegen (Abb. 22-25). Das Bild bleibt das gleiche, ob man auf gleiche Mengen an Frischmaterial (Abb. 22-24) oder auf gleiche Chlorophyllabsorptionswerte (Abb. 25) bezieht. Daß sich die Kurven so stark im Phosphatverbrauch voneinander unterscheiden, liegt an den verschiedenen Mengen an Ausgangsmaterial.

Übereinstimmend mit ALBERDA (1948) nehmen die Aufnahmeraten mit der Zeit allmählich ab (Abb. 24). Auch läßt der Kurvenverlauf in Abb. 23 und 25 vermuten, daß der Phosphatverbrauch bei Milieukonzentrationen über 60 μ P/l nicht mehr linear mit der Konzentration zunimmt, wie es im Bereich zwischen 10 und 60 μ P/l-Gehalt des Mediums im grossen Ganzen der Fall zu sein scheint, sondern ebenfalls langsam absinkt.

Auffällig ist in allen Kurven der ziemlich konstante Phosphatverbrauch zwischen ca. 35 und 55 μ P/l-Gehalt der Ausgangslösung, die jedenfalls nicht die Folge unterschiedlicher Aufnahmeraten im Zeitverlauf ist, wie die Abb. 24 zeigt. Ob in diesem Bereich eine Umstellung von aktiver Aufnahme auf Diffusion erfolgt oder andere Ursachen zugrundeliegen, muß dahingestellt bleiben.

Im Bereich sehr niederer Phosphatkonzentrationen der Kulturlösung (3 bis 17 μ P/l; Abb. 26) verlaufen die Kurven flacher, die Phosphataufnahme steigt jedoch auch hier von anfangs rast gleichen Raten (zwischen 3 und 6 μ P/l) zunehmend mit der Phosphatkonzentration im Milieu an.

V) DIE PHOSPHATAUFNAHME VON HYDRODICTYON UNTER VERSCHIEDENEN SAUERSTOFFSPANNUNGEN.

Da über die Frage, in welcher Weise die Phosphataufnahme von der Sauerstoffkonzentration des Milieus abhängig ist, kaum Arbeiten vorzuliegen scheinen (vgl. SYRETT 1960), wurden entsprechende Versuche mit der Sauerstoffverteilungsapparatur durchgeführt. Es kam Material zur Verwendung, das auf die genannte Art gewaschen worden war.

a) Versuche im Licht.

Als Standard diente zunächst eine Kulturlösung von 50-60 μ P/l, da in diesem Bereich die Phosphataufnahmeraten pro Zeiteinheit am höchsten lagen.

Aus den Kurven (Abb. 27-31) ist ersichtlich, daß die Phosphataufnahme in ähnlicher Weise vom Sauerstoffpartialdruck abhängt wie die anderen gemessenen physiologischen Größen, d.h., daß sie auch mit der Atmungsintensität parallel geht (s. GESSNER u. PANNIER (1958)): Die Ionenaufnahme ist im sauerstoffarmen Medium gering (s. vor allem Abb. 31 oben), steigt mit dem Sauerstoff-

P-Verbrauch in γ
bei gleichem Chlorophyllgehalt



Abb. 27 Die P-Aufnahme von Hydrodictyon bei verschiedenen O₂-Spannungen, bezogen auf den Chlorophyllabsorptionswert 0,1. Ausgangsgehalt: 50 γ P/l. Versuche im Licht bzw. Dunkel, Messungen nach den angegebenen Zeiten.



Abb. 28 Die P-Aufnahme von Hydrodictyon bei verschiedenen O_2 -Spannungen, bezogen auf 1mg Trockengewicht. Ausgangskonzentration : 53 γ P/l. Messung nach 10 Stdn. Licht.

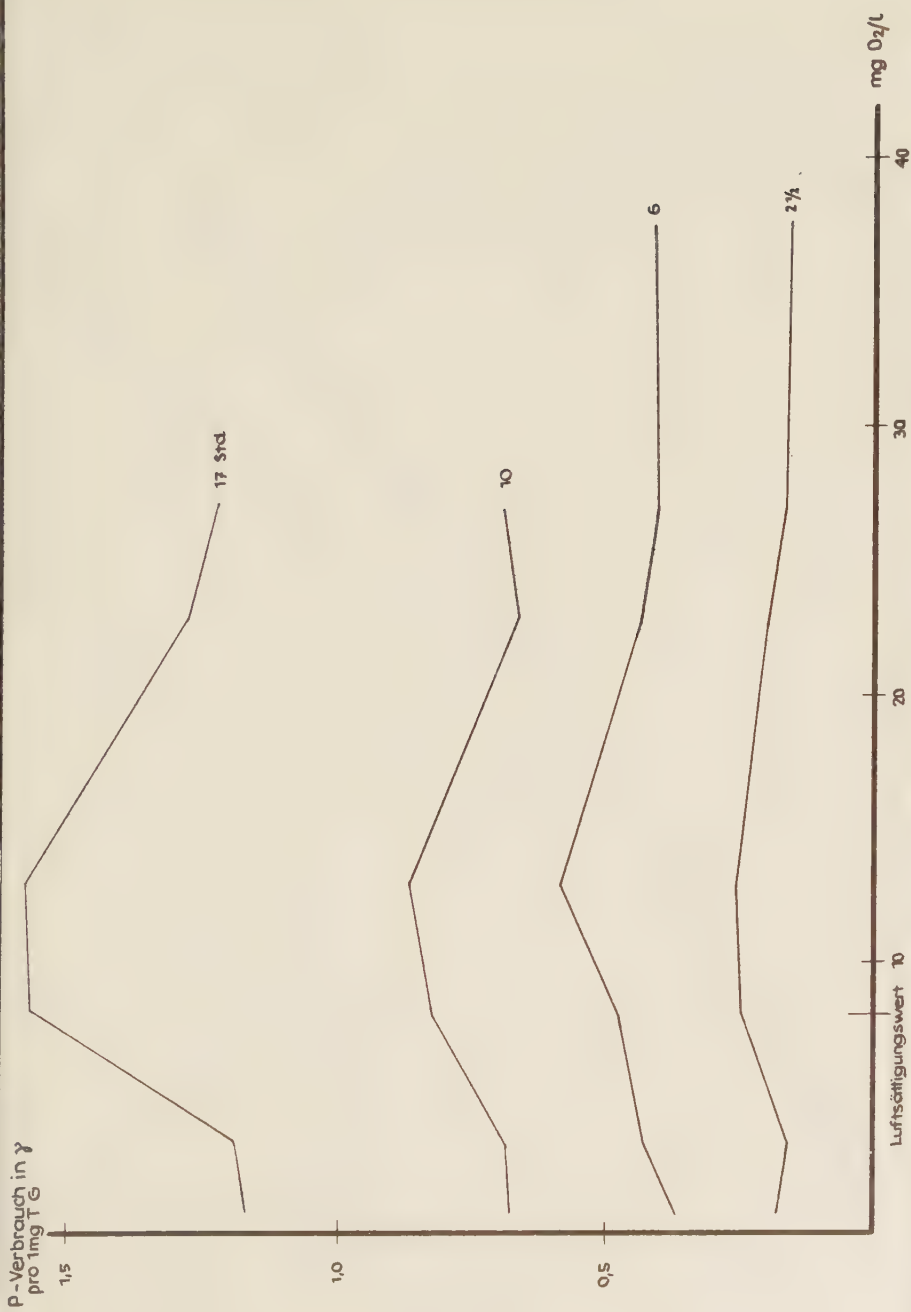


Abb. 29 Die P-Aufnahme von Hydrodictyon bei verschiedenen O_2 -Spannungen, bezogen auf 1 mg Trockengewicht. Ausgangskonzentration: 50 g P/l. Messungen nach den angegebenen Zeiten. Licht.

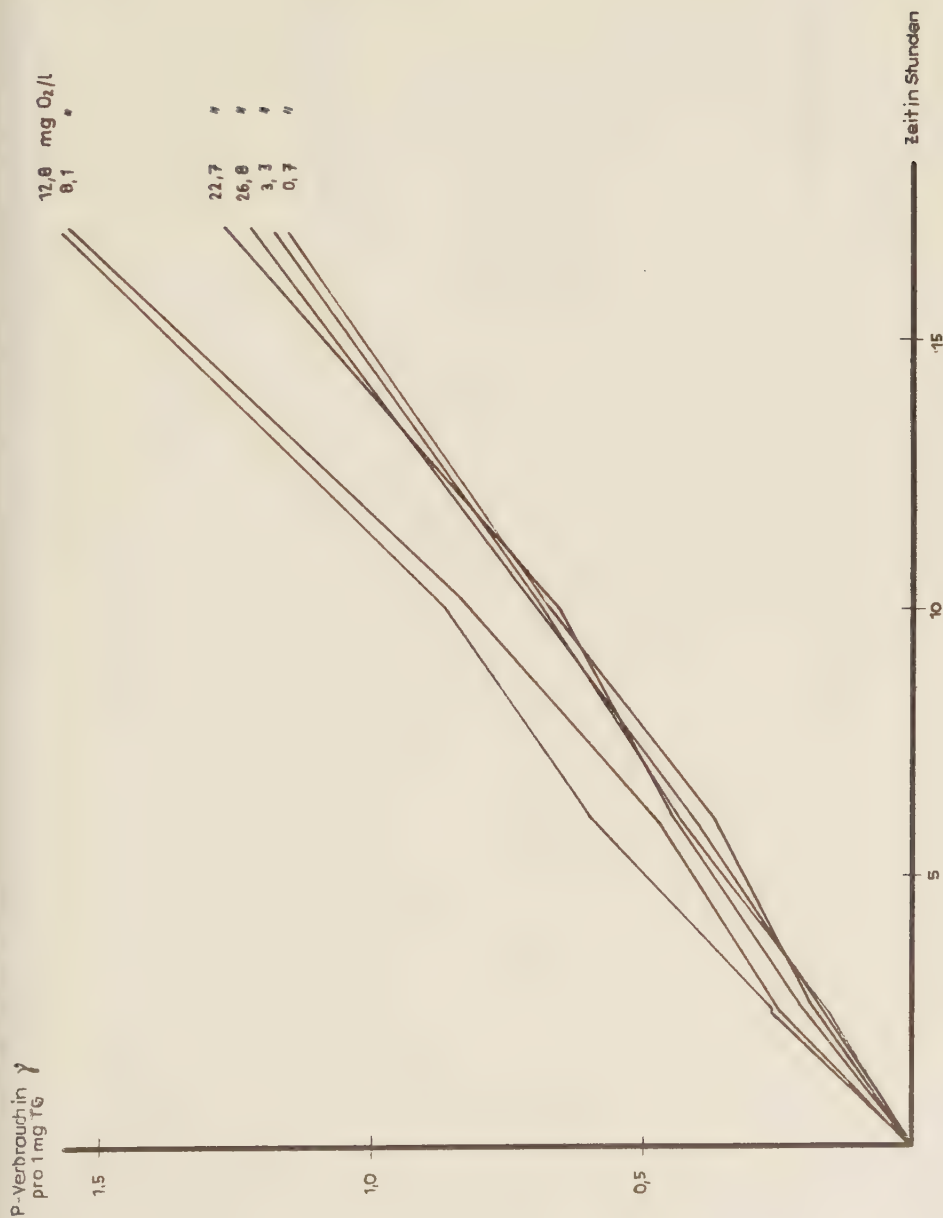


Abb. 30 Die P-Aufnahme von Hydrodictyon wie in Abb. 29, aber als Funktion der Zeit aufgetragen.

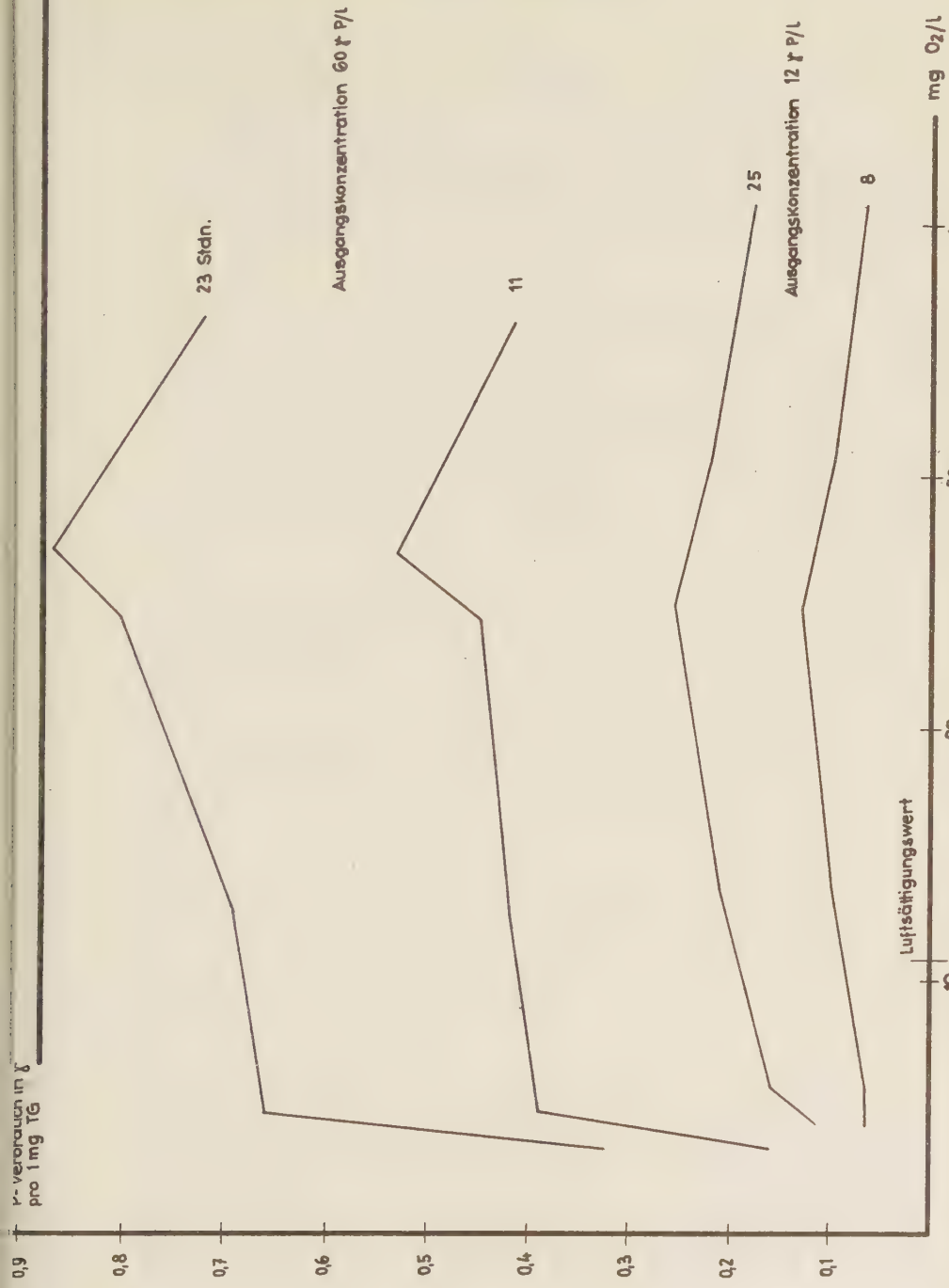


Abb. 31 Die P-Aufnahme von Hydrodictyon bei versch. O_2 -Spannungen im Licht über die angegebenen Zeiträume

druck noch über den Luftsättigungswert hinaus bis zu einem Maximum zwischen 20 und 30 mg O_2 /l an und sinkt dann wieder ab. Im allgemeinen liegt sie bei den höchsten erreichten Sauerstoffdrucken noch über den Raten im sauerstoffärmsten Milieu, was ebenfalls den Befunden von GESSNER und PANNIER über den Atmungsverlauf entspricht.

Wie die Abb. 29 und 30 zeigen, vergrößern sich die Unterschiede in der Phosphataufnahme zwischen den verschiedenen Sauerstoffspannungen mit der Zeit, wenn man über 17 Stunden mehrere Zwischenmessungen ausführt. Die Resultate sind die gleichen, ob die Phosphataufnahme auf gleiche Chlorophyllabsorptionswerte (Abb. 27) oder gleiche Trockensubstanzmengen (Abb. 28-31) bezogen wird.

Geht man von einer Kulturlösung mit niedriger Phosphatkonzentration (12μ P/l; Abb. 31 unten) aus, so sind die Aufnahmeraten geringer, die Kurven verlaufen flacher, wie das ja auch nach den Versuchen über die Konzentrationsabhängigkeit der Phosphataufnahme zu erwarten ist. Eine Abhängigkeit vom Sauerstoffpartialdruck besteht jedoch in der gleichen Weise wie bei höheren Konzentrationen.

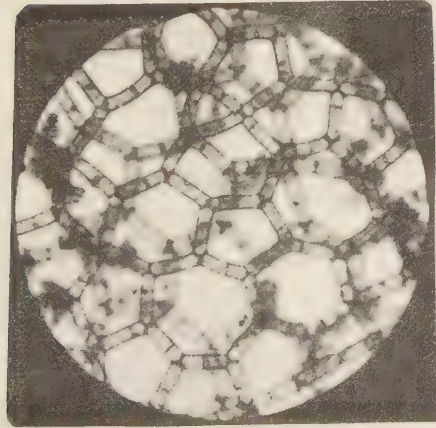
Sauerstoffübersättigungen fördern also die Phosphataufnahme. Die niedrigeren Verbrauchswerte bei hohen Unter- bzw. Übersättigungen entsprechen der geringeren Aktivität bzw. Schädigung der Zellen, wie sie die vorhergehenden Versuche aufzeigten.

b) Versuche im Dunkeln.

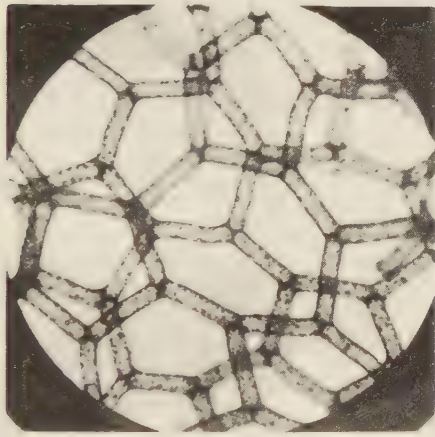
Das verwendete Material wurde ca. 1-2 Tage vor Versuchsbeginn ins Dunkel gebracht, um etwa auftretende Nachwirkungen der Belichtung abklingen zu lassen. Die Versuche selbst liefen über 21-22 Stunden. Es zeigt sich, daß im Dauerdunkel der Phosphatverbrauch keine signifikanten Unterschiede für verschiedene Sauerstoffspannungen



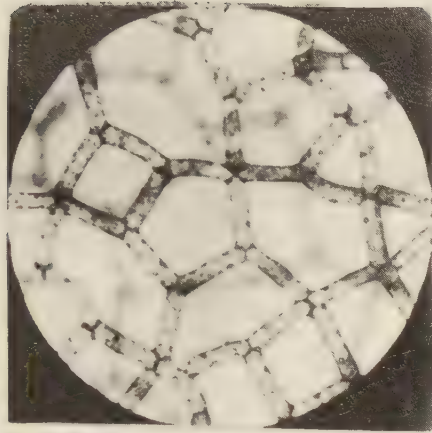
Abb. 32 Phosphataufnahme (blau) bei Mangelpflanzen und Phosphatabgabe (rot) bei normalen Pflanzen im Dunkel. Hydrodictyon in einer Ausgangs- - lösung von 10 γ P/L, Messungen nach den angegebenen Zeiten.



N_2 - gesättigte Lösung

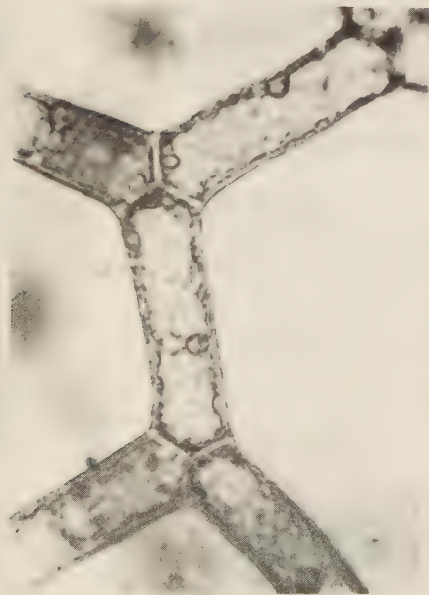


luftgesättigte Lösung

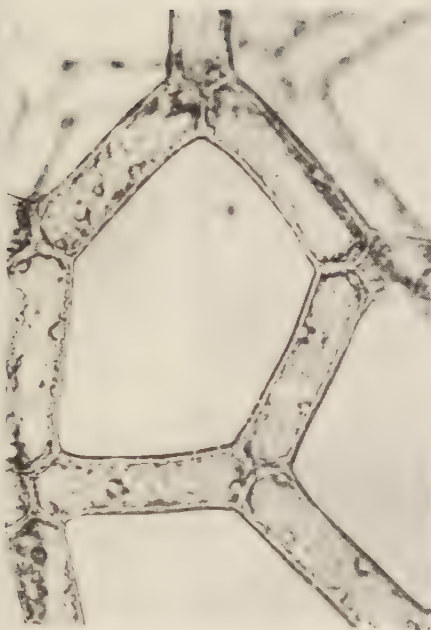


N_2 - gesättigte Lösung

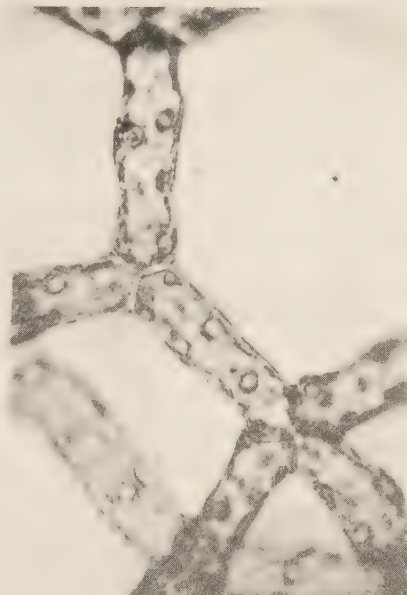
Abb. 33 Hydrodictyon, das 14 Tage unter verschiedenen O_2 -Spannungen im 12-stündigen Wechsellicht gehalten wurde. (Der Unterschied zu den bei PANNIER (1957/8) gezeigten Objekten dürfte in der Vorbehandlung begründet sein. Das hier gezeigte Material wurde vor der Versuchsanstellung bei Schwachlicht in dichter Lagerung gehalten).



N_2 -gesättigte Lösung

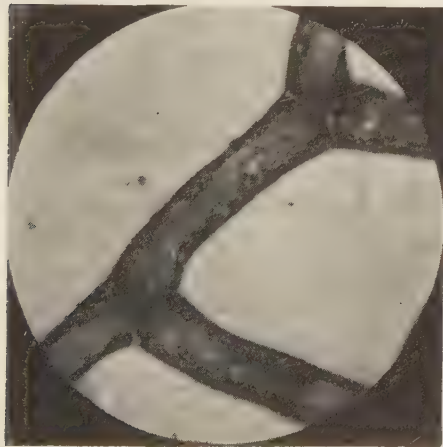


luftgesättigte Lösung

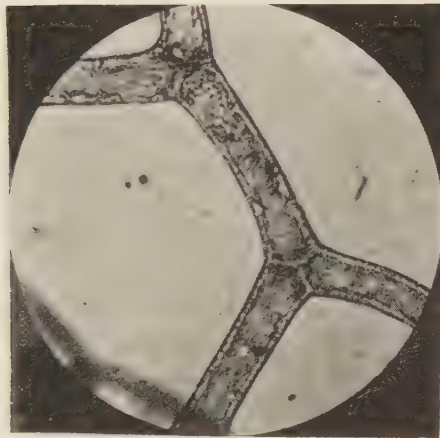


O_2 -gesättigte Lösung

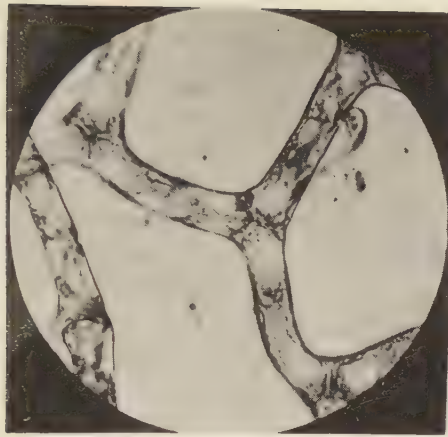
Abb. 34 Hydrodictyon, das 14 Tage unter verschiedenen O_2 -Spannungen im 12-stündigen Wechsellicht gehalten wurde.



N_2 -gesättigte Lösung



Luftgesättigte Lösung



O_2 -gesättigte Lösung

Abb. 35 Hydrodictyon, das 8 Tage unter verschiedenen O_2 -Spannungen im Dauerdunkel gehalten wurde.

aufweist, abgesehen von den niedersten Konzentrationen (Abb. 27 oben). Bei nicht ausgehungerten Pflanzen erfolgt (übereinstimmend mit KETCHUM (1939)) überhaupt keine Aufnahme (Abb. 32 oben), sondern es wird Phosphat abgegeben, während gleich behandeltes Material im Licht einen Phosphatverbrauch zeigte. Hungerpflanzen nehmen dagegen im Dunkel Phosphat auf, jedoch trotz verschiedener Sauerstoffdrucke etwa gleiche Raten (Abb. 32 unten). Auch hier ist das Verhalten der Algen ähnlich, ob man eine Ausgangskonzentration von 50 μ P/l (Abb. 27 oben) oder von 10 μ P/l (Abb. 32) ansetzt.

D i s k u s s i o n

=====

Über das Teilungswachstum von Chlorella wurden Versuche im Licht-Dunkel-Wechsel (LDW) und im Dauerlicht (DL) ausgeführt, wobei sich die Raten im LDW gegenüber DL als höher erwiesen. Es liegt nahe, die Ursache hier in den von TAMIYA u. Mitarb. (1953/4) herausgestellten Eigenschaften dieser Alge zu suchen. Danach ist der Teilungsmechanismus mit einer ihrerseits lichtabhängigen Stoffwechselperiodik verbunden, bei der eine Phase hoher photosynthetischer Leistung im Licht mit einer Phase der Weiterverarbeitung des photosynthetischen Rohmaterials abwechselt, die als Dunkelreaktion gelten kann und zur Teilung führt.

Dieser Phasenwechsel besteht ausgeprägt im LDW, ist dagegen im Dauerlicht verwischt.

Auch v. WITCH (1948) sieht bei Chlorella die Teilung durch andere Faktoren bedingt als das Wachstum; HARTMANN (1953) findet an Eudorina, daß beide Vorgänge auf Außeninflüsse (Licht, Temperatur u.a.) antagonistisch reagieren, und gibt an, daß Algen im DL sich teilen, noch ehe sie ihre volle Größe erreicht haben, wodurch sie immer

kleiner werden. Das gilt schon für Versuche über 48 Stdn. Schließlich können sich die Zellen zu Tode teilen.

Nach den vorliegenden Versuchen ist anzunehmen, daß der durch DL gestörte Phasenwechsel, trotz der teilungsfördernden Wirkung des DL, über mehrere Tage doch zu kleineren Teilungsraten führt als LDW, in dem die Stoffwechselperiodik voll ablaufen kann, die Dunkelphasen also die formativen Prozesse begünstigen und damit auch die Teilungsvorgänge auf einer konstanten Höhe halten, was sich schließlich in höheren Vermehrungsraten äußert.

Das Problem des Sauerstoffeinflusses auf physiologische Vorgänge behandelt WAGNER (1957). Danach wäre Sauerstoffmangel die Bedingung für das Auftreten von Zellteilungen. Er sieht den Teilungsmechanismus als Glied eines Regelkreises. Infolge der längeren Diffusionswege zum Zellinnern, auf denen zudem Sauerstoff verbraucht wird, stehen an der Zellperipherie oxydative Prozesse im Vordergrund, im Zellinnern anoxybiontische, so daß also innerhalb einer Zelle Atmungs- und Gärungsprozesse gleichzeitig ablaufen. Der Zellkern sei der Fühler des Regelkreises und reagiere auf den pH nach Art eines Chemorezeptors. Die Neigung zu Mitosen steige mit der schlechteren Sauerstoffversorgung: "Die Mitosen sind der morphologische Ausdruck für Regelschwankungen, die um ein Gleichgewicht zwischen Gärungs- und Atmungsvorgängen im lebenden Protoplasma statthaben".

Danach würde eine Erhöhung des Sauerstoffgehalts im Milieu eine Verringerung der Mitosen zur Folge haben, wenn nicht die Atmung gleichzeitig intensiviert wird (Heraufsetzen des Schwellenwertes des Stoffwechselreglers). Geht man von dieser Annahme aus, daß also bei Erhöhung der Sauerstoffkonzentration die Atmung intensiviert wird, so könnte für das Zellinnere der

gleiche Mangel wie bei geringen Sauerstoffspannungen auftreten und die Teilungsraten könnten bis zu einem Maximum hochbleiben, das gleichzeitig der oberste Schwellenwert des Stoffwechselreglers wäre. Eine dementsprechende Erhöhung der Atmung bei höherem O_2 -Angebot ist auch nachzuweisen (s. GESNER u. PANNIER (1958)); aber WAGNERS Theorie berücksichtigt nicht, daß der Zellkern zumindest pilanzlicher Zellen eigentlich fast nie in der Mitte der Zelle liegt, sondern weit häufiger am Rande, vorausgesetzt, daß er überhaupt der Fühler des Regelkreises wäre. Denn die Atmungs Vorgänge scheinen in den Mitochondrien lokalisiert zu sein, so daß schon von daher gesehen der Zellkern als Regulator ausscheiden müßte. Übrigens müßten auch Zellteilungen durchaus nicht immer die Sauerstoffversorgung verbessern; das Gegenteil könnte der Fall sein.

Für die Erscheinung des Absinkens der Teilungsraten bei Sauerstoffmangel liefert WAGNERS Theorie keinerlei Anhaltspunkte. Nach OLTMANNS (1923) besteht zwar bei Algen die Befähigung zur Anaerobiose ("intramolekulare Atmung"), weshalb sie auch im Dunkel und bei Sauerstoffmangel lange Zeit zu leben vermögen, jedoch ist dann das Wachstum eingeschränkt oder ganz unterbunden. V. WITCH (1948) beobachtete an Chlorella ein gesteigertes Teilungswachstum in Durchlüftungskulturen, und wenn Licht auf Eudorina teilungsfördernd wirkt (HARTMANN (1953)), so liegt ja während der Photosynthese ein fast sauerstoffgesättigtes Milieu in der Zelle vor (s. GESNER u. PANNIER (1958)).

Nach CHRISTOPHERSEN (1960) erhält man auch bei Heterotrophen (Hefen) eine größere Zellausbeute mit steigender O_2 -Spannung. Eine Limitierung der Atmung trotz ausreichender O_2 -Versorgung wird auf andere Faktoren zurückgeführt, besonders auf die Versorgung mit oxydablem Substrat (s. auch STILES (1960)). Daß überoptimale O_2 -Angebote die biologischen Prozesse hemmen können,

schreibt CHRISTOPHERSEN einem ungünstigen Einfluß auf das für diese Prozesse optimale Redoxpotential zu.

Nach den Versuchen von KOPP (1948) hängen die Wachstumsvorgänge von der verfügbaren Atmungsenergie ab, jedoch ist die Atmungsintensität während der Zelldifferenzierung und -streckung im Meristem höher als während der Teilung, beide Abläufe hören aber bei Konzentrationen von 1 mg O_2/l und darunter auf.

Zumindest bei Pflanzenzellen dürfte also ein anders funktionierender biochemischer Mechanismus zugrundeliegen, als WAGNER ihn auf Grund verschiedener Erscheinungen bei tierischen Geweben entwickelt.

Unter Verwertung der Ergebnisse von GESSNER u. PANNIER (1958) und der dort genannten Literatur über die Atmung bei verschiedenen Sauerstoffspannungen lassen sich die vorliegenden Ergebnisse folgendermassen deuten:

Bei Sauerstoffuntersättigungen sinkt die Atmung, d.h. der Pflanze wird nicht genügend Energie zugeführt, so daß das Wachstum und damit auch die Teilungstätigkeit eingeschränkt werden. Mit steigendem Sauerstoffangebot steigert die höhere Energiebelieferung alle Stoffwechselvorgänge bis zu einem Maximum bei ca. 25 mg O_2/l . Bei noch höherem Sauerstoffpartialdruck verbrennt die Pflanze so viel Baumaterial, daß nicht mehr genügend zum Aufbau zur Verfügung steht (CHRISTOPHERSEN (1960), STILES (1960)). Es erfolgt eine Schädigung der Zellen, die zu einem Rückgang der Stoffwechselvorgänge führt, die Atmungsintensität sinkt wie ebenfalls die an sie gebundenen Leistungen (s.KOPP) von Wachstum und Teilung.

Ist die Sauerstoffaufnahme ein reiner Diffusionsvorgang (STEDMANN-NIELSEN (1951)), so ist dieser Verlauf die natürliche Folge: bei höherem Sauerstoffangebot diffundiert mehr nach; diese zunächst fördernde Mobili-



sierung des Stoffwechselsystems wirkt sich bei Sauerstoffüberangebot schließlich schädigend aus und die Zellen atmen sich zu Tode.

Neuerdings hat LONGMUIR (1954, 1960) die Annahme wahrscheinlich gemacht, daß bei Bakterien quer durch die Zellwand ein O_2 -Gradient besteht, der die Diffusion des Sauerstoffs beeinflußt. Auch er findet eine Steigerung der Atmung mit zunehmender O_2 -Versorgung. Die O_2 -Konzentration, bei der der Sauerstoffverbrauch der Bakterien die Hälfte seines Maximalwertes beträgt, steigt mit der Größe der Organismen wie mit der Dicke ihrer Zellwand.

Bei den vorliegenden Versuchen liegen die physiologischen Leistungen, die den höchsten erreichten Sauerstoffspannungen (ca. 40 mg O_2 /l) zugeordnet sind, im allgemeinen über den zu den niedrigsten gehörigen. Es wird eine Frage der Versuchsdauer sein, wann bei diesen hohen Sauerstoffspannungen die Abbauprozesse schließlich zu Werten führen, die unter den Werten zu Versuchsbeginn liegen. Jedoch ist bemerkenswert, daß offenbar stark sauerstoffübersättigte Lösungen die Wachstums- und Teilungsvorgänge stärker fördern als extrem niedrige Sauerstoffangebote.

Nach den vorliegenden Versuchen zeigt die Chlorophyllproduktion eine ähnliche Abhängigkeit vom Sauerstoffangebot wie die Wachstums- und Teilungsvorgänge. Die von TAMIYA u. Mitarb. an Chlorella und von SCHÖN (1955) und PIRSON u. SCHÖN (1957) an Hydrodictyon nachgewiesene Stoffwechselperiodik wirkt sich auf Teilung und Wachstum in Form periodisch auftretender Raten aus. Die Zeiten erhöhter Photosynthesetätigkeit sind bei Hydrodictyon Zeiten der Zellverlängerung (SCHÖN). Insofern überrascht es nicht, daß vorliegend gleichlaufende Kurven für Chlorophyllproduktion und Zellverlängerung erhalten wurden. Die Koppelung an die Atmungsintensität (Sauerstoffangebot) versteht sich daraus, daß

die atmungsbelieferte Weiterverarbeitung des photosynthetischen Materials Voraussetzung für den offenbar dann während der Photosynthesezeiten erfolgenden Einbau desselben ist.

Es überrascht, daß auch im Dauerdunkel die Chlorophyllproduktion noch weiterläuft. Daß sie, wenn sie überhaupt stattfindet, auch an das Sauerstoffangebot gebunden ist, entspräche den Verhältnissen im Licht. Auch PIRSON u. Mitarb. (1954) erhalten nach vorausgehendem Wechsellicht unter nachfolgenden konstanten Bedingungen noch periodische Wachstumsschübe. Das vorhandene photosynthetische Material erlaubt also auch im Dauerdunkel noch Wachstumsleistungen; entsprechend ist anzunehmen, daß auch Chlorophyll noch eine zeitlang aufgebaut wird. Freilich gehen nach entsprechender Zeit diese Leistungen zurück, bis schließlich der Abbau überwiegen muß. Dementsprechend wurde nach drei Wochen vorliegend auch erheblich weniger Chlorophyll gefunden als anfangs vorhanden war.

Über die Phosphataufnahme in Abhängigkeit der Phosphatkonzentration im Milieu liegen eine Anzahl von Arbeiten vor, deren Ergebnisse schwer vereinbar erscheinen. Zunächst wurde deshalb vorliegend die Frage nach den Beziehungen zwischen den beiden Größen experimentell behandelt.

In der Literatur steht der Befund einer mit der Konzentration steigenden Phosphataufnahme (KETCHUM (1939); RODHE (1948); ALBERDA (1948); GOLDBERG, WALKER etc. (1951); GESSNER u. KAUHAL (1952); HELDER (1952)) den Ergebnissen von OLSEN (1950/3) gegenüber, der eine weitgehend konstante Phosphataufnahme unabhängig von der Konzentration findet.

Bei der Deutung dieser Befunde spielt die Frage eine Rolle, ob die Phosphataufnahme ein aktiver Vorgang sei oder rein diffusionsmässig erfolge. Ein "aktiver Vor-

gang" ist ein energiebedürftiger Prozess, aktiver Ionen-transport ist Akkumulation gegen einen Konzentrationsgradienten (LUNDEGÅRDH (1954)).

Die vorliegende Arbeit erlaubt keine sichere Entscheidung in dieser Frage. Dennoch seien einige Erwägungen dazu angestellt.

ROBERTSON (1958) gibt an, daß die aktive Ionenaufnahme u.a. auch von der Konzentration abhängig sei, besonders bei niederen Konzentrationen. Das legt den Schluss nahe, daß bei der Phosphataufnahme beide Prinzipien eine Rolle spielen. Auch HELDER (1952) nimmt an, daß sich diese nicht ausschliessen, sondern von den jeweilig gegebenen Bedingungen abhängen werden (Ernährungszustand, Salzgehalt, Art des Ions, Beleuchtung, Zeit).

Nach KETCHUM (1939) ist die Phosphataufnahme bei nicht zu hoher Konzentration direkt abhängig von der Konzentration im Medium. Bei unter- bzw. übernormalem Phosphatangebot sucht die Pflanze die Aufnahme zu erhöhen bzw. zu verringern. Nach ALBERDA (1948) steigt die Phosphataufnahme sowohl mit der Konzentration wie mit der Zeit, strebt aber einer konstanten Rate zu.

Diese Angaben erlauben die Annahme, daß bei niederer Phosphatkonzentration des Mileus die aktive Aufnahme im Vordergrund steht, weil das Angebot so klein ist, daß das Phosphatsystem nicht voll ausgelastet wird. Dementsprechend würde der Phosphatbedarf langsamer gedeckt, die Aufnahmerate erschiene in der Zeiteinheit geringer. Bei höherer Konzentration nähme die Aufnahme durch Diffusion zu und würde möglicherweise die aktive Aufnahme schließlich überflüssig machen. Entsprechend stiege die Aufnahmerate mit der Konzentration, jedoch um immer kleinere Beträge, bis zur Aufnahmekonstanz bei hohen Konzentrationen.

Bei den vorliegenden Kurven ist die Phosphataufnahme im Bereich sehr niedriger Konzentrationen konstant oder

steigt gering, nimmt zwischen 10 und 60 μ P/l-Ausgangsgelhalt etwa linear mit der Konzentration zu und scheint dann allmählich wieder abzusinken, vermutlich auf einen konstanten Wert zu, der bei noch wesentlich höheren Konzentrationen liegt. Die Unregelmässigkeiten im Kurvenverlauf dürften Schwankungen der Phosphataufnahme im zeitlichen Verlauf entsprechen, wie sie ja auch bei GESSNER u. KAUHAL vor allem bei sehr niederen Konzentrationen auftraten.

Über die Beziehungen zwischen Ionenaufnahme und Sauerstoffzufuhr sei folgendes bemerkt:

Schon STEWARD (1932) findet eine höhere Anionenaufnahme in durchlüfteten Kulturen gegenüber solchen mit vermindertem Sauerstoffangebot und nimmt an, daß die Salzaufnahme durch die Sauerstoffabsorption bestimmt wird. LUNDEGÄRDH u. BURSTRÖM (1933/34) können von der Grundatmung eine Anionenatmung trennen, die eine Funktion der Anionenaufnahme ist. Sie vermag zwar auch anaerob zu verlaufen, wird aber bei Sauerstoffmangel eingeschränkt. Für die untersuchten Ionen, unter denen sich das Phosphat nicht befindet, wird auf einen rein aktiven Aufnahmeprozess geschlossen: ohne Atmung keine Anionenaufnahme (LUNDEGÄRDH 1954).

EINSELE (1941) sieht in der Phosphataufnahme und -speicherung ebenfalls einen aktiven Vorgang und weist auf deren Abhängigkeit von der Sauerstoffspannung hin. HOAGLAND (zusf. 1948) findet einen Anstieg der Ionenaufnahme von Sauerstoffuntersättigungen bis zum Luftsättigungswert, berücksichtigt aber das Phosphat nicht.

In zusammenfassenden Arbeiten zeigen LUNDEGÄRDH (1954), STEWARD (1954) und ROBERTSON (1958) nochmals auf, wie die aktive Ionenaufnahme als ein energiezehrender Prozess von der Atmung abhängig sei, desgleichen die Ionenspeicherung (über Phosphatspeicherung s. KETCHUM (1939), RODHE (1948) und MACKERETH (1953)).

Nun hat STEEMANN-NIELSEN (1951) festgestellt, daß die Sauerstoffaufnahme als ein reiner Diffusionsvorgang unabhängig vom Ionenmilieu ist. Das heißt jedoch nicht, daß sie auch unabhängig von der Ionenaufnahme ist: gesteigerte Phosphataufnahme dürfte den Sauerstoffverbrauch steigern, so daß mehr Sauerstoff nachdiffundiert.

Sollten bei Algen keine anderen Verhältnisse vorliegen als bei Wurzeln und Geweben höherer Pflanzen, die die bevorzugten Versuchsobjekte der genannten Autoren waren, so erhalten die vorliegenden Ergebnisse folgende Deutung: Bei niedriger Sauerstoffspannung ist das Phosphatsystem nicht voll ausgelastet. Die Phosphataufnahme wird also mit steigendem Sauerstoffangebot ebenfalls steigen, wie es die vorliegenden Kurven zeigen (vgl. auch SYRETT (1960), der auf die umgekehrte Erscheinung hinweist: mit steigender Phosphatversorgung erhöht sich die Atmung). Bei hohen Übersättigungen macht sich die auch sonst ablesbare Schädigung des Stoffwechsels für die Phosphataufnahme ebenfalls bemerkbar, und diese sinkt wieder ab. Änderungen im Stoffwechselgleichgewicht spiegeln sich sehr genau im Phosphatmetabolismus (s. GESSNER u. KAUHAL): die Atmung steigt mit dem Sauerstoffangebot (Diffusion), der Stoffwechsel wird gefördert und damit auch die Ionenaufnahme.

Die Phosphataufnahme unter verschiedenen Sauerstoffspannungen wurde in Licht und Dunkel gemessen. Nach GESSNER (1933) besteht im Gegensatz zur Nitrataufnahme (GESSNER (1943)) keine Lichtabhängigkeit. Seine Versuche fanden an Phosphor-Mangelpflanzen bei Konzentrationen von $100 \mu\text{g P/l}$ statt. Nach HELDER (1952) ist der Unterschied zwischen der Licht- und Dunkelreaktion bei Mangelpflanzen geringer als bei gut ernährten. Möglicherweise herrscht zudem bei dieser Phosphatkonzentration die Diffusion vor, bei der in geringerem Masse mit Unterschieden in Licht und Dunkel zu rechnen ist, als wenn eine aktive Aufnahme mit hineinspielt. GESSNER

u. KAUHAL prüften die gleiche Frage in kurzfristigen Versuchen (über 3 Stdn.) und erhielten auch bei niedrigeren Konzentrationen in Licht und Dunkel keine Unterschiede in der Phosphataufnahme. Nach GESSNER (1933) wirkt sich jedoch die Vorbehandlung aus, und es ist denkbar, daß bei Kulturen, die aus dem Licht zur Versuchsanstellung ins Dunkel gebracht werden, die vorherige Bedingung im kurzfristigen Versuch noch nachwirkt und daher gleiche Aufnahmeraten wie im Licht gefunden wurden.

OLSEN (1950/3) führte seine Messungen im Licht durch, GESSNER u. KAUHAL die ihren im Dunkel. Nimmt man nun an, daß nur bei Licht eine aktive Aufnahme stattfindet, im Dunkel dagegen Diffusion vorherrscht, so könnte ausser in der von OLSEN genannten pH-Wirkung auch hierin ein Grund für den Gegensatz der Resultate beider gesucht werden. Auch ist der Zusatzeffekt möglich, daß im Dunkel der Phosphatbedarf der Pflanze ähnlich abnimmt wie die Konzentration im Milieu (s. ALBERDA u. HELDER). Diese Möglichkeit wird ausgeschlossen, wenn man nebeneinander verschiedene Ausgangskonzentrationen ansetzt.

Bei gleichen Konzentrationen, aber verschiedenen Sauerstoffspannungen wurden vorliegend im Licht Unterschiede in der Phosphataufnahme erhalten, im Dunkel, bis auf etwas geringere Aufnahmeraten bei den niedrigsten Konzentrationen, dagegen nicht, jedenfalls keine signifikanten.

Ist die aktive Aufnahme an Licht gebunden, so sind die dort gefundenen Unterschiede eine Folge dieser aktiven Aufnahme, die ja sauerstoffabhängig ist, während im Dunkel, wo das Phosphat lediglich in die Zellen hineindiffundieren würde, keine Abhängigkeit vom Sauerstoffangebot zu erwarten wäre, die Aufnahmeraten also weitgehend gleich sind.

KETCHUM (1939) stellt im Licht stets eine Phosphataufnahme fest, im Dunkel dagegen nur bei Phosphat-Mangelzellen, was die These stützen würde, daß aktive Aufnahme und Diffusion wechseln. PIRSON u. Mitarb. (1952) zeigen, daß sich Phosphatmangel bei Grünalgen in einer Photosynthesehemmung äussert. ALBERDA (1948) und HELDER (1952) weisen ebenfalls einen Einfluss der Beleuchtung auf die Phosphataufnahme nach. Danach sinkt die Aufnahmerate im Dunkel ab und steigt im Licht wieder an. Unter Dauerlicht bzw. Dauerdunkel wird schließlich ein konstanter Wert erreicht, der im letzteren Fall 0 ist. Die Autoren bringen diesen Abfall im Dunkel mit dem Rückgang der Wachstumsleistungen in Zusammenhang.

Nach den vorliegenden Messungen sowie nach den Arbeiten PIRSONs u. Mitarb. (1954) laufen im Dauerdunkel noch Wachstumsleistungen ab, die jedoch unter den Beiträgen im Wechsellicht liegen. Vielleicht reicht im Dauerdunkel der diffundierte Phosphor für diese Leistungen aus, im Licht dagegen zumindest bei niederen Milieukonzentrationen nicht, und die aktive Aufnahme setzt ein.

Auf jeden Fall ist die Phosphataufnahme vom Phosphorverbrauch durch die Zelle abhängig, ob der Phosphor nun zum Betrieb, Einbau oder zur Speicherung verwendet wird, und da diese Leistungen Ausdruck der Stoffwechseltätigkeit sind, überrascht es nicht, einen Zusammenhang zwischen Sauerstoffzufuhr, Salzkonzentrationen des Mediums, Beleuchtung und Ionenaufnahme vorzufinden. Die vorliegenden Ergebnisse wären deshalb auch verständlich, wenn man von der Frage nach der Natur des Aufnahmevorgangs ganz absieht.

Zum Schluß sei noch auf einen ökologischen Aspekt der hier gewonnenen Ergebnisse hingewiesen: Bekanntlich treten in natürlichen Gewässern vielfach Sauerstoffkonzentrationen von 300 % und mehr auf, die auf die

Assimilationstätigkeit der Plankter zurückzuführen sind. Daher kann man in der Natur auch mit ähnlichen Verhältnissen rechnen, wie sie hier künstlich hergestellt wurden: Eine Planktongesellschaft wird durch O_2 -Produktion den O_2 -Partialdruck erhöhen und dadurch ihre Teilungsraten steigern, der Zuwachs an Organismen wird seinerseits wieder eine höhere O_2 -Produktion bewirken, sodaß nach dem Lawinenprinzip das optimale Sauerstoffmilieu erreicht würde. Steigt der O_2 -Gehalt dann weiter, so schränkt er das Teilungswachstum ein, und damit geht auch die O_2 -Produktion wieder zurück. Das gleiche dürfte für das Zellwachstum von Hydrodictyon gelten, und da andere physiologische Größen wie Chlorophyllproduktion und Phosphatverbrauch in einem ähnlichen Bereich der O_2 -Konzentration ihr Maximum erreichen wie die Teilungsraten, dem Lawinenprinzip also nicht entgegenwirken, kann man von einer Selbstregulation sprechen, die die optimalen Bedingungen herzustellen und zu erhalten trachtet.

Z u s a m m e n f a s s u n g

=====

1. Der Einfluß von Sauerstoff auf einige Grünalgen wird bei 7 verschiedenen Sauerstoffspannungen untersucht.
2. Die Höhe der Teilungsraten von Chlorella, Ankistrodesmus, Mesotaenium, Pediastrum und Cosmarium hängt von der Sauerstoffspannung des Milieus ab. Gegenüber dem Luft sättigungswert (100 % O_2) wirken Übersättigungen bis zu 250-300 % O_2 noch teilungsfördernd. Hohe Über- (400 %) bzw. Untersättigungen (20-30 %) schränken die Teilungstätigkeit ein, die letzteren jedoch stärker.
3. Die Teilungsraten von Chlorella sind im Wechsel- gegenüber Dauerlicht mit steigenden Sauerstoffspannungen erhöht.

4. Auf die Substanz- und Chlorophyllproduktion von Hydrodictyon im Wechsellicht wirken verschiedene Sauerstoffspannungen ähnlich wie auf die Teilungsraten der Einzeller.
5. Auch im Dauerdunkel findet noch über einige Tage eine Chlorophyllproduktion statt, die vom Sauerstoffdruck in gleicher Weise abhängig ist wie im Wechsellicht.
6. Die gleiche Abhängigkeit besteht für die Zell- und Netzverlängerungen (Streckungswachstum) von Hydrodictyon.
7. Gegenüber der Auffassung, Sauerstoffmangel wirke teilungsfördernd, wird diskutiert, daß zumindest für grüne Zellen das Gegenteil der Fall sein müsse.
8. Die Phosphataufnahme von Hydrodictyon steigt mit der Phosphatkonzentration der Lösung im Bereich zwischen 10 und 60 μ P/l-Ausgangsgehalt etwa linear an. Unter 10 bzw. über 60 μ P/l werden die Aufnahmeraten allmählich geringer.
9. Im Licht besteht eine Abhängigkeit der Phosphataufnahme von der Sauerstoffspannung; der Einfluß wirkt ähnlich wie auf die übrigen untersuchten Größen.
10. Im Dunkel ist die Phosphataufnahme vom Sauerstoffgehalt der Lösung nicht abhängig. Je nach ^{dem} Ernährungszustand der Algen ist sie gering oder garnicht vorhanden.
11. Die Ergebnisse werden so interpretiert, daß bei niederen Konzentrationen sowie im Licht die aktive Phosphataufnahme, im Dunkel wie bei hohen Konzentrationen hingegen die Diffusion der Ionen in die Zelle vorherrscht.

L i t e r a t u r

=====

- ALBERDA, Th.: The influence of some external factors on growth and phosphat uptake of maize plants of different salt conditions. *Rec.~~des~~ tray. bot. neerl.* 41, 542-601 (1949).
- CHRISTOPHERSEN, J.: Sauerstoffatmung und Gärung von Bakterien und Pilzen. *Hdb.d.Pflanz.-Physiol.* 12/2, 416-446 (1960).
- DENIGES, G.: Determination quantitative des plus faibles quantités de phosphate dans les produits biologiques par la méthode céruléomolybdique. *C.r.Soc.Biol.Paris* 84, 875 (1921).
- EINSELE, W.: Die Umsetzung von zugeführtem, anorganischem Phosphat im eutrophen See und ihre Rückwirkungen auf seinen Gesamthaushalt. *Z.Fischerei* 39, 407-488 (1941).
- GERDES, G.: Änderungen im Aneuriergehalt von Algen. *Arch. Mikrob.* 16, 53-77 (1951).
- GESSNER, F.: Die Nährstoffaufnahme der Submersen. *Ber.Dt. Bot.Ges.* 51, 216-288 (1933).
- Untersuchungen über Assimilation und Atmung submerser Wasserpflanzen. *Jb.f.wiss.Bot.* 85, 267-328 (1937).
- Untersuchungen über die Nitrataufnahme der Wasserpflanzen. *Int.Rev.d.ges.Hydrobiol.* 43, 211-224 (1943).
- Hydrobotanik, Bd. II, S. 142 ff. und 538 ff. (1959).

- GESSNER, F. u. KAUKAL, A.: Die Ionenaufnahme submerser Wasserpflanzen in ihrer Abhängigkeit von der Konzentration der Nährlösung. Ber.Dt. Bot.Ges. 65, 155-163 (1952).
- GESSNER, F. u. PANNIER, F.: Der Sauerstoffverbrauch der Wasserpflanzen bei verschiedenen Sauerstoffspannungen. Hydrobiologia 10, 323-351 (1958).
- GOLDBERG, E.D., WALKER, Th.J., WHISENAND, A.: Phosphate utilization by Diatoms. Biol.Bull. 101, 274-284 (1951).
- HARTMANN, M.: Allgemeine Biologie, 4. Aufl., S. 412 ff. (1953).
- HEIDER, R.J.: Analysis of the prozess of anion uptake of intact maize plants. Acta Bot. Neerl. 1, 361-434 (1952).
- HOAGLAND, D.R.: Lectures on the inorganic nutrition of plants. 2. Aufl. Chronica Botanica Waltham Mass. (1948).
- JAMES, W.O.: Plant Respiration. Oxford (1953).
- KALLE, K.: Meereskundliche chemische Untersuchungen mit Hilfe des Zeiss'schen Pulfrich-Photometers. I.Mitt. 1931, 313-317, II.Mitt. 1933, 124-128, III. Mitt. 1934, 65-102. Ann.d.Hydr.u.Marit.Meterol. (1931-34).
- KETCHUM, B.H.: The absorption of phosphate and nitrate by illuminated cultures of Nitzschia closterium. Amer.J.Bot. 26, 399-401 (1939).
- KOPP, M.: Über das Sauerstoffbedürfnis wachsender Pflanzenzellen. Ber.schweiz.bot.Ges. 58, 283-318 (1948).

- LONGMUIR, J.S.: Respiration Rate of Bacteria as a Function of Oxygen Concentration. The Biochem. J. 57, 81-87 (1954).
- LONGMUIR, J.S., MILESI, J. and BOURKE, A.: Diffusion of Oxygen through a Bacterial Cell Wall. Biochem. et Biophys. Acta 37, 521-522 (1960).
- LUNDEGÅRDH, H.: Anion Respiration. Symposia Soc. f. Exp. Biol. 8, 262-296 (1954).
- Anion Respiration. Hdb.d.Pflanz.-Physiol. 12/2, 185-233 (1960).
- LUNDEGÅRDH, H. u. BURSTRÖM, H.: Quantitative Beziehungen zwischen Atmung und Anionenaufnahme. Biochem. Z. 261, 235-251 (1933).
- Untersuchungen über die Atmungsvorgänge in Pflanzenwurzeln. Biochem.Z. 277, 223-249 (1935).
- MACKERETH, F.J.: Phosphorus utilization by Asterionella formosa. J.of Exp. Bot. 4, 296-313 (1953).
- NEEB, O.: Hydrodictyon als Objekt einer vergleichenden Untersuchung physiologischer Größen. Flora 139, 39-95 (1952).
- OHLE, W.: Die chemische und elektrochemische Bestimmung des molekular gelösten Sauerstoffs der Binnengewässer. Int.Ver.Limnolog., Mitt.3 (1953).
- OLSEN, C.: The Significance of Concentration for the Rate of Ion Absorption by Higher Plants in Water Culture. Compt.Rend.~~des~~ Trav.du Lab.Carlsberg 27, 291-306 (1950).
- OLSEN, C.: wie oben, aber Band 28, 477-498 (1953).

- OLTMANN, F.: Morphologie und Biologie der Algen, Band 3, S. 208 ff. (1923).
- PANNIER, F.: El consumo de oxigeno de plantas acuaticas en relacion a distintas concentraciones de oxigeno. Acta cientifica Venezolana 8 u. 9 (1957/8).
- PIRSON, A. u. Mitarb.: Vergleichende Untersuchungen an Mangelkulturen von Ankistrodesmus. Planta 40, 199-253 (1951/2).
- PIRSON, A., SCHÖN, W.J. u. DÖRING, H.: Wachstums- und Stoffwechselperiodik bei Hydrodictyon. Zt. Natf. 9b, 349-353 (1954).
- PIRSON, A. u. SCHÖN, W.J.: Versuche zur Analyse der Stoffwechselperiodik bei Hydrodictyon. Flora 144, 447-466 (1957).
- PRINGSHEIM, E.G.: Algenreinkulturen. Jena (1954).
- ROBERTSON, R.N.: The uptake of minerals. Hdb. der Pflanz.-Physiol. 4, 243-279 (1958).
- RODHE, W.: Environmental requirements of freshwater plankton algae. Symbolae bot. Upsaliensis 10, 1 (1948).
- SCHÖN, W.J.: Periodische Schwankungen der Photosynthese und Atmung bei Hydrodictyon. Flora 142, 347-380 (1955).
- STEEMANN-NIELSEN, E.: Passive und active ion transport during photosynthesis in water plants. Physiolog. Plantarum 4, 189-198 (1951).
- STEWART, F.C.: The absorption and accumulation of solutes by living plant cells I: Experimental conditions which determine salt absorption by storage tissue. Protoplasma 15, 29-58 (1932).

- STEWART, F.C.: Salt accumulation in plants: A reconsideration of the role of growth and metabolism. Symposia Soc.f.Exp.Biol. 8, 367-406 (1954).
- STILES, W.: The composition of the atmosphere (oxygen content of air, water, soil, intercellular spaces, diffusion, carbon dioxide and oxygen tension). Hdb.d.Pflanz.-Physiol. 12/2, 114-148 (1960).
- SYRETT, P.J.: The effect of minerals on plant respiration. Hdb. d.Pflanz.-Physiol. 12/2, 170-181 (1960).
- TAMIYA, H. u. Mitarb.: Correlation between photosynthesis and light-independent metabolism in the growth of Chlorella. Biochem.Biophys.A. 12, 23-40 (1953).
- TAMIYA, H. u. Mitarb.: Change of photosynthetic activity of Chlorella cells during the course of their normal life cycle. Arch.Mikr. 21, 156-166 (1954).
- USPENSKI, E.E. u. Mitarb.: Reinkultur und ungeschlechtliche Fortpflanzung von Volvox minor und V. globator in einer synthetischen Nährlösung. Zt.Bot. 17, 273-308 (1925).
- WAGNER, R.: Biologische Regelung und Gewebsbildung. Natw. 44, 97-107 (1957).
- WHITTINGHAM, C.P.: Respiration of algae. Hdb.d.Pflanz.Physiol. 12/2, 447-454 (1960).
- v.WITCH, H.: Beobachtungen zur Physiologie des Wachstums von Chlorella in Massenkulturen. Biol. Zbl. 67, 95-100 (1948).

Lebenslauf

Als Sohn des Dr.ing. Reinhard Wolf und seiner Frau Gertrud, geb. Bergk, wurde ich am 2.1.1933 in Riesa an der Elbe geboren. 1939 kam ich in die Grundschule, trat 1943 in die Thomasschule zu Leipzig ein, besuchte von 1946 bis 48 das Uhlandgymnasium in Tübingen und anschliessend das Gymnasium Petrinum zu Dorsten in Westfalen, wo ich im Frühjahr 1952 die Reifeprüfung ablegte. Im Sommersemester 1952 begann ich in Tübingen Naturwissenschaften zu studieren, setzte meine Studien in München fort, um dann wieder nach Tübingen zurückzukehren. Im Frühjahr 1958 begann ich mit den Experimenten zur Dissertation am Botanischen Institut der Universität München.

